

Amphimixis

oder:

Die Vermischung der Individuen.

Von

August Weismann,
Professor in Freiburg i. Br.

Mit 12 Abbildungen im Text.

Jena.
Verlag von Gustav Fischer.
1891.

Vorwort.

Der vorliegende Aufsatz bildet den Schluss der Reihe von Abhandlungen über biologische Probleme, welche sich im Laufe dieses letzten Jahrzehnts einander gefolgt sind. Sie begannen mit einer Untersuchung über die Dauer des Lebens, führten dann zu der Frage über die biologische Wurzel des Todes und wandten sich später gewissen Erscheinungen der Vererbung und Fortpflanzung zu, deren thatsächlichen Bestand sie zu klären und zu sichern, deren Wesen und Bedeutung sie zu ergründen suchten.

In wie genauem innern Zusammenhang diese Arbeiten über scheinbar recht verschiedenartige Fragen stehen, wird vielleicht erst durch diesen letzten Aufsatz ganz klar werden, der gewissermassen den Schlussstein zu dem Gesammtbau aller vorhergehenden bildet, wenn auch seine Hauptaufgabe nur das Problem der sog. „geschlechtlichen Fortpflanzung“ ist. Dass das, was wir so zu nennen gewohnt sind, im Grunde eigentlich gar keine blosse Fortpflanzung ist, sondern ein Vorgang sui generis, der mit Fortpflanzung verbunden sein kann und bei höheren Thieren und Pflanzen auch meist verbunden ist, bei niedern aber getrennt von ihr abläuft, dass seine Bedeutung nicht in der Erhaltung

der Lebensbcwegung liegt, sondern in der Vermischnng der Individualitäten, — diese Gedanken besser noch als in den früheren Anfsätzen zu begründen, war das Endziel dieser letzten Abhandlnng.

Zn seiner Erreichung war es erste Vorbedingnng, auf die merkwürdigen morphologischen Vorgänge, welche die Reifnng der Fortpflanzungszellen begleiten, zurückzukommen und ihre Dentnng auf Grundlage der neuesten Erfahrungen, wenn möglich, nun endgültig richtig zu stellen. Es war aber anch ferner unerlässlich, die auf diesem Gebiete gewonnenen Anschaunngen auf das der Conjugation zu übertragen, sowie manche andere Erscheinnngen zn der Betrachtung herbeizuziehen, wie die verschiedenen Formen der Fortpflanzung, gewisse Seiten der Vererbungsfrage, die Unsterblichkeit der Einzelligen, weil sie alle auf das Innigste nntereinander zusammenhängen und sich gegenseitig bedingen.

So sind die Gedanken-Fäden, welche sich durch die vorhergehenden Aufsätze hindurchziehen, an vielen Hauptpunkten hier wieder aufgenommen und zn gemeinsamem Geflecht vereinigt worden. Möchten die neuen Vorstellungen, zn welchen diese Untersuchungen hingeleitet haben, weiterer Forschung ein fruchtbarer Boden werden.

Lindan am Bodensee d. 12. September 1891.

August Weismann.

Uebersicht.

Zeichnungen zum letzten Aufsatz.

Einleitung.

Schon ist mehr als ein Decennium verflossen, seitdem die biologische Forschung sich mit erneuter Energie der Lösung der Befruchtungs-Frage zugewandt hat. Nachdem die Brüder Hertwig und Fol zuerst die Vereinigung der Kerne von Samenzelle und Ei kennen gelernt und gezeigt hatten, dass das Ei vor seiner Befruchtung eine gewisse vorbereitende Veränderung durchmache, welche in der Ausstossung der schon früher bekannten Richtungskörperchen bestehe, versuchte man in die Bedeutung dieses Vorgangs einzudringen. Was konnte es sein, das aus der Eizelle entfernt werden musste, ehe sie befruchtungsfähig war? Die erste Antwort, welche darauf versucht wurde, beruhte auf der bis dahin wohl allgemein herrschenden, wenn auch nirgends klar formulirten Vorstellung, dass die Befruchtung eine Vereinigung gegensätzlicher Kräfte sei, gewissermassen eines männlichen und weiblichen Princips, welche durch ihre Vereinigung das Leben neu anfachen, welches ohne diese „Verjüngung" allmälig auslöschen müsse. Gewiss war es völlig gerechtfertigt, auf Grund dieser überkommenen Vorstellung von der Bedeutung der Befruchtung den Versuch zu machen, die aus dem reifenden Ei ausgestossenen Körperchen als die Träger des einen dieser beiden

gegensätzlichen Kräfte zu betrachten, welche vorher in der Eizelle vereint gewesen waren, nun aber, wo es sich darum handelte, das Ei befruchtungsfähig zu machen, getrennt werden mussten. Die Richtungskörper wurden demnach als die Träger des männlichen Princips aufgefasst, durch dessen Entfernung das Ei nun erst geschlechtlich differenzirt, d. h. weiblich gemacht wurde. Der Gedanke war nicht nur geistreich, sondern, was mehr ist, er war eine richtige Consequenz aus den bisherigen unbestimmten Vorstellungen über das Wesen der Befruchtung; er musste aufgestellt werden, wenn es zu einer Klärung dieser Vorstellungen selbst kommen sollte. Ich wenigstens bin gewiss der Letzte, der auf die drei Forscher, welche diese Hypothese aufstellten, den ersten Stein wirft, wenn ich auch vielleicht am meisten dazu beigetragen habe, dieselbe als unrichtig nachzuweisen. Es gibt nothwendige Irrthümer, durch die der Weg zur Wahrheit geht.

Was mich gegen die Deutung Sedgwick-Minot's, Balfour's und Edouard van Beneden's von vornherein einnahm, waren nicht nur gewisse einzelne, später mit Recht gegen sie geltend gemachte Vererbungs-Erscheinungen, sondern es war die Thatsache der Vererbung überhaupt und die Vorstellung vom Wesen der Befruchtung, zu welcher ich damals schon auf Grundlage dieser Thatsache gekommen war, ohne freilich ihre Richtigkeit mir selbst oder Andern schon erweisen zu können.

Es treten uns bei der amphigonen Fortpflanzung zwei Erscheinungen zugleich entgegen, nämlich erstens die Befruchtung im eigentlichen Sinne, d. h. die Thatsache, dass das Ei nur dann sich zum neuen Wesen entwickelt, wenn es mit der Samenzelle sich vereinigt hat, wonach diese Ver-

einigung als eine „Belebung des Eies“ erscheint (V. Hensen), und dann die Vermischung zweier Vererbungstendenzen. Seit den ältesten Zeiten musste es ins Ange fallen, dass die Eigenschaften des Vaters ebenso wohl als die der Mutter sich in dem Kinde wieder zeigen können. Theilweise stellte man sich diese Uebertragung in materiellem Sinne vor, indem man Etwas von der Snbstanz der Mutter oder des Vaters als Grundlage des kindlichen Organismus dachte, theilweise fasste man es als die blosse Uebertragnng einer Bewegnng anf. So gibt nach Aristoteles der Vater nnr den Anstoss zur Bewegung, die Mntter aber liefert den Stoff, Löwenhoek nnd die übrigen „Spermatisten“ liessen den Samen allein die Substanz bilden für den Fötus, während seine Gegner Swammerdam nnd Malpighi als sog. „Ovisten“ wieder auf Aristoteles zurückgingen, insofern sie nur die Mntter materielle Substanz, nämlich das Ei liefern liessen, den männlichen Einfluss aber auf eine „Aura seminalis“, also doch wohl auch eine Bewegnngsübertragung beschränkten. Einzelne stellten sich die Vererbnng dnrch die Befrnchtung als einen rein immateriellen Vorgang vor. So Harvey in seiner merkwürdigen nnd bis ins Einzelne ausgedachten Befrnchtungstheorie, nach welcher die Conception ein geistiger Vorgang ist, indem die den Gehirnwindungen vergleichbaren Falten der Uterus-Schleimhaut auf die Einwirknng des Samens den Fötus in sich erzeugen sollten, ähnlich wie das Gehirn auf die Einwirknng äusserer Eindrücke Gedanken in sich erzeugt. Der doch offenbar von der Conception des Weibes hergenommene tropische Ausdruck der Conception eines Gedankens wurde also hier wieder rückwärts zur Erklärung des Vorgangs benutzt, von welchem er hergenommen war.

Durch alle Befruchtungstheorien bis auf die neueste Zeit herauf geht aber der Grundgedanke, dass bei der geschlechtlichen Fortpflanzung grade die Befruchtung, d. h. die „Belebung des Eies“ die Hauptsache und, sozusagen, der eigentliche Zweck ist. Die andere Seite dieser Fortpflanzungsweise trat dagegen sehr zurück; dass bei der Befruchtung zugleich zwei verschiedene Anlagen, männlich diejenigen des Vaters und der Mutter, zu der einzigen des Kindes verschmolzen wurden, erschien nebensächlich, ja selbstverständlich als eine gewissermassen unvermeidliche Nebenwirkung der Befruchtung. Wenn dies auch nirgends ausgesprochen wurde, so klingt es doch durch alle Aeusserungen der alten und modernen Schriftsteller hindurch. Solange man keine andere Zeugung kannte, als die geschlechtliche, war ja auch diese Auffassung der Befruchtung unvermeidlich, es mussten eben, so schien es, immer zwei Individuen zusammenwirken, um ein drittes ins Leben zu rufen, und da konnte es kaum sehr überraschen, wenn dieses neue Wesen seinen beiden Erzeugern ähnlicher ausfiel, als irgend welchen andern Lebewesen. Aber auch in der neueren Zeit, als man andere Fortpflanzungsweisen bei Thieren und Pflanzen kennen gelernt hatte, sah man doch zunächst darin keinen Anlass, diese Auffassung der Befruchtung als eines belebenden, neues Leben hervorrufenden Prozesses zu ändern. Denn nicht alle höheren Wesen besitzen das Vermögen ungeschlechtlicher Vermehrung, und es leuchtete ein, dass eine gewisse Complicirtheit der Organisation diesen Vermehrungsprocess ausschloss. Dann aber genügt auch die ungeschlechtliche Fortpflanzung selbst bei niedern Organismen bei Weitem nicht immer für alle Erfordernisse der Arterhaltung, und die Er-

zengung neuer Individuen aus einzelligen, befruchtungsfähigen Keimen musste daneben als ein wesentlicher Vortheil erscheinen.

Die erste Thatsache, welche die Auffassung der Befruchtung als eines Lebensweckers zu erschüttern geeignet gewesen wäre, war die durch C. Th. von Siebold[1]) und Rudolph Leuckart[2]) entdeckte Parthenogenese. Als man erkannt hatte, dass ein Ei unter Umständen sich auch ohne Befruchtung zum neuen Organismus entwickeln kann, so hätte dies allein wohl schon genügen können, um zu schliessen, dass „Belebung des Keimes" nicht der „Zweck" der Befruchtung, ich meine der Grund ihrer Einführung in die Lebenserscheinungen sein kann. Allein wie lange hat es gedauert, bis die Thatsache der Parthenogenese allgemein anerkannt war! sie ist es in gewissen Kreisen heute noch nicht. Noch vor zehn Jahren hielt sie ein hervorragender Physiologe, Pflüger, nicht für erwiesen, und die meisten Botaniker waren noch geneigt, an ihrem Vorkommen nicht nur bei Pflanzen, sondern auch bei Thieren zu zweifeln, weil es damals so schien, als ob sie bei Pflanzen fehlte und nur irrigerweise bisher angenommen worden sei. Als dann de Bary und Farlow bei einigen Farnen die Erscheinung unzweifelhaft nachgewiesen hatten, Andere sie bei gewissen Pilzen, den Basidiomyceten, auffanden, somit also das Vorkommen von Parthenogenese bei einigen Pflanzen und bei vielen Thieren nicht mehr zu läugnen war, versuchte man die Erscheinung in das Prokrustesbett der überkommenen

[1]) C. Th. von Siebold, „Wahre Parthenogenesis", Leipzig 1856.

[2]) Rudolph Leuckart, „Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten", Frankfurt 1858.

Vorstellungen von der Befruchtung hiueinzupressen. Früher schon war durch den geistreichen französischen Forscher Balbiani die Ansicht aufgestellt worden, dass schon an deu Keimstätten, den Ovarien und Spermarien, eine bis dahin übersehene, gewissermassen geheime Vorbefruchtung stattfände, die dann also neben der eigentlichen, bisher bekannten Befruchtung vorkäme und in Fällen von Partheuogenese als Ersatz für diese Letztere dienen müsse. So tief war die Vorstellnug eingewurzelt, dass neues Leben nur durch Befruchtung entstehen könne.

Aber selbst solche Forscher, welche an der Thatsächlichkeit der Parthenogenese nun nicht mehr zweifelten, konnten sich nicht sofort und vollständig von den überkommenen Anschauungen losreissen, vielmehr machten auch sie den Versuch, die neuen Thatsachen in die Form der alten Anschauuugen einzupassen. Vielleicht der interessanteste Versuch dieser Art rührt von V. Hensen her. Er erkennt zwar vollkommen an, dass durch die Parthenogenese die „bisherigen Anschauuugen über geschlechtliche Fortpflanzung umgestossen siud“, indem dadurch der bisherigen Fundamentalsatz der geschlechtlichen Zeugung hinfällig wird, welcher lautete, dass eine der beiderlei Geschlechtszellen für sich allein nicht entwicklungsfähig sei, aber er meint, dass wir dieser „immerhin vereinzelten Fälle halber es nicht missachten dürfen, dass die Nothwendigkeit der Befruchtung sehr überwiegt und bis in die tiefsten Regionen das Treiben der Bionten beherrscht“ (Phys. d. Zeug. p. 160). Hensen knüpfte nun an die Thatsache an, dass bei manchen Thieren (Bienen und Wespen) durch Partheuogenesis nur männliche Individuen hervorgebracht werdeu, bei auderu, nämlich bei Psyche,

Solenobia (Schmetterlingen) und bei Apus, Artemia und Limnadia nur weibliche, ferner daran, dass bei manchen Schmetterlingen (Liparis) einzelne Eier die Fähigkeit aufweisen, sich ohne Befruchtung zu entwickeln, aber nur zu Männchen, oder sogar nur zu Raupen, die später absterben, oder schliesslich gar nur zu irgend einem späteren oder früheren Embryonalstadium. Daraus folgert er, dass es sich hier „um eine Stufenfolge von Erscheinungen handelt,“ „um eine Abstufung von Entwicklungsfähigkeit und Zeugungsfähigkeit, also von Eigenschaften, die man füglich als sexuelle Kraft bezeichnen kann.“ Er dachte sich also damals, wenn ich ihn recht verstehe, dass diese „sexuelle Kraft“ zwar für gewöhnlich nur durch Befruchtung in die Eizelle gelangt, dass sie aber unter Umständen in den weiblichen Keimzellen allein enthalten sein könne und zwar in verschiedenem Grade. Solche Eier können dann auch ohne Befruchtung die Embryonalentwicklung eingehen und je nach der Höhe ihrer „sexuellen Kraft“ ein kürzeres oder längeres Stück weit die Entwicklung durchlaufen, manche nur bis zu einem gewissen Furchungsstadium, andere bis zur Vollendung des Raupenstadiums, noch andere bis zur Herstellung des geschlechtsreifen Thiers, des Schmetterlings. Aber auch dann noch gibt es verschiedene Stufen der „sexuellen Kraft“, denn Hensen betrachtet die Männchen offenbar als das Erzeugniss geringerer „sexueller Kraft“ als die Weibchen; Eier, aus welchen bei Ausbleiben der Befruchtung nur Männchen hervorgehen (Biene), sind für ihn solche von geringerer „sexueller Kraft“, als Eier, aus welchen bei Ausbleiben der Befruchtung nur Weibchen hervorgehen. Auch diese Anschauung beruht in letzter Instanz auf der Vorstellung von der Lebenserhaltung des

Befruchtungsvorgangs, denn Männchen allein können die Art nicht erhalten und Eier, welche ohne Befruchtung nur Männchen hervorbringen, sind ansser Stande, das Leben dauernd zu erhalten, führen zum Untergang der Art, wie Eier von noch geringerer „sexueller Kraft" schon znm Untergang des Embryos oder doch der Raupe führen. Eine Consequenz dieser Anschauung war es, wenn Hensen es zweifelhaft fand, „ob die sexuelle Kraft so weit gesteigert werden kann, dass die Männchen ganz entbehrlich werden", ob also Parthenogenese nicht nur einige Generationen hindurch, sondern anf unbegrenzte Generationsreihen hinaus, also wie die geschlechtliche Fortpflanzung andauern könne. Hensen stand übrigens dieser letzteren Frage vorurtheilsfrei gegenüber und erwartete die Entscheidung von den Thatsachen, und wirklich lag ja auch für ihn theoretisch keine Unmöglichkeit vor, dass sich die „sexuelle Kraft" in den Weibchen nicht soweit sollte steigern können. Er stand überhanpt damals schon unsern hentigen Ansichten über Befruchtnng weit näher, als viele Andere. Denn die Mehrzahl der Forscher hielt Parthenogenese für den Nacherfolg einer ihr in früheren Generationen vorausgegangenen Befruchtung und stellte sich vor, dass diese „Nachwirknng" niemals auf unbegrenzte Generationen hinans anhalten könne, sondern dass der „belebende" oder „verjüngende" Einfluss der Befruchtnng immer wieder von Zeit zu Zeit eintreten müsse, wenn die Fortpflanzungsfähigkeit nicht erlöschen solle. Auf dieser Grundvorstellnng von „der Belebnng des Keimes durch die Befruchtung" beruht das bei fast allen Schriftstellern bis jetzt hervorgetretene Widerstreben, die vorgelegten Thatsachen dauernder rein parthenogenetischer Fortpflanzung z. B. bei

den Ostracoden anzuerkennen. Es ist ja richtig, dass ein absoluter Beweis für die unbegrenzte Dauer dieser Fortpflanzungsweise nicht beigebracht werden kann, da der Beobachtnng nnbegrenzte Zeiträume und ungezählte Generationsfolgen nicht znr Verfügung stehen; aber wer zweifelt daran, dass die unserem Bewusstsein am tiefsten eingeprägte nnd in diesem Sinne „gewöhnlichste“ Fortpflanzung, die geschlechtliche, unbegrenzt andauern kann? und doch ist für diese Annahme ebenso wenig ein Beweis durch die Erfahrung möglich. Es hält, scheint es, sehr schwer, sich von der eingewurzelten Vorstellnng, dass Befruchtung ein das Leben ernenernder Vorgang, eine „Lebens-Verjüngung“ sei, loszumachen, so wenig man auch zu sagen weiss, welcher Natur eigentlich dieser Vorgang der Verjüngung sein möge. Unbewusst spielt hier die alte Vorstellung von einer besondern „Lebenskraft“ mit herein, eine Vorstellung, die gewiss nicht dadurch schon wissenschaftliche Berechtigung erhält, dass wir, wie Bunge ganz richtig bemerkt, heute noch immer recht weit davon entfernt sind, irgend einen der Lebensvorgänge bis in seine letzten Wurzeln klar zu legen und auf die bekannten Kräfte zurückzuführen. Ich glaube kaum, dass wir dazu jemals im Stande sein werden, aber solange nicht nachgewiesen wird, dass principielle Gründe die Erklärbarkeit der Lebensvorgänge durch die bekannten chemisch-physikalischen Kräfte der Materie ausschliessen, solange erscheint mir ein Aufgeben des Versuchs einer solchen Erklärung von Seiten der Wissenschaft nicht berechtigt. Die Vorstellung von einer Lebenskraft und die von der Befruchtnng, als einer Lebenserneuerung, hängen inniger zusammen, als man gewöhnlich sich bewusst wird.

Die Thatsache der Uebertragung der beiden elterlichen Vererbungstendenzen auf das Kind zusammen mit der Thatsache der Parthenogenese führten mich schon früh auf die Vorstellung, das Wesentliche der Befruchtung möchte nicht in der angenommenen „Belebung" des Eies, oder in einer Vereinigung entgegengesetzter („polarer") Kräfte zu suchen sein, sondern eben grade in der Vereinigung zweier Vererbungstendenzen, in der Vermischung also der Eigenschaften zweier Individualitäten. Was bei der Befruchtung von der männlichen und der weiblichen Seite zusammenkommt, sei also nicht seinem innersten Wesen nach grundverschieden, sondern vielmehr grade im Wesentlichen gleich und nur in Punkten secundärer Bedeutung verschieden. In diesem Sinne war es gemeint, wenn ich schon kurze Zeit nach der Entdeckung des fundamentalen Befruchtungsvorgangs den Satz aussprach, dass die beiden Keimzellen, welche sich bei der Befruchtung verbinden, sich verhielten wie Eins zu Eins, d. h. dass sie ihrem Wesen nach gleich seien.

War diese Auffassung die richtige, so musste die obenerwähnte Deutung der Richtungskörper-Ausstossung, wie sie Sedgwick-Minot, Balfour und E. van Beneden gegeben hatten, irrig sein, denn dann gab es überhaupt kein männliches „Princip", welches aus dem Ei ausgestossen werden konnte, es gab nur väterliche oder mütterliche Vererbungssubstanz; war dagegen jene Minot'sche Gonoblastiden-Theorie begründet, dann musste meine Vermuthung, es handle sich bei der Befruchtung wesentlich nur um die Vereinigung zweier individuell verschiedner Vererbungstendenzen, aufgegeben werden.

Die Entscheidung schien mir durch die Parthenogenese

möglich zu sein. Wenn parthenogenetische Eier sich entwickeln, ohne vorher Richtungskörper anszustossen, so musste dies der Minot'schen „Ersatztheorie", wie sie O. Hertwig neuerdings genannt hat, eine wesentliche Stütze sein; wurden indessen auch hier Richtnngskörper gebildet, dann konnten sie unmöglich das „männliche Princip" der Eizelle bedeuten. Es gelang mir zuerst bei den parthenogenetischen Eiern einer Daphnide, Polyphemns Oculns, einen Richtungskörper nachzuweisen und später in Verbindung mit Ischikawa bei den parthenogenetischen Eiern verschiedner anderer Daphniden-Arten, wie anch bei solchen von Ostracoden nnd Räderthieren denselben Nachweis zu führen. Blochmann wies einen Richtungskörper bei den parthenogenetischen Eiern von Blattläusen nach, und es unterlag so keinem Zweifel mehr, dass bei den meisten, wenn nicht bei allen parthenogenetischen Eiern Richtungskörper gebildet werden. Die „Ersatztheorie" musste somit aufgegeben werden, nnd es fragte sich, was man an ihre Stelle setzen könne.

Noch ehe das Vorkommen von Richtnngskörpern bei Parthenogenese völlig sicher gestellt war, hatte ich versucht, der Ersatztheorie eine andere Dentung der Richtungskörper-Bildnng gegenüber zu stellen. Jedermann weiss, wie durch Auerbach, Bütschli, Flemming und Andere die Vorgänge der Kerntheilung zuerst zn unserer Kenntniss gebracht nnd der Nachweis eines höchst wnnderbaren nnd minutiösen Theilungs-Apparates geführt worden war, offenbar dazu bestimmt, die bis dahin noch räthselhafte „chromatische Substanz" des Kerns, die sog. Kernschleifen, aufs Genaueste der Länge nach halbirt den zwei neu sich bilden-

den Tochterkernen zuzuführen. Diese chromatischen „Stäbchen“ des Kerns traten nun in ein neues Licht, als E. van Beneden uns zuerst die Thatsache kennen lehrte, dass bei der Befruchtung diese Kernstäbchen in gleicher Anzahl in den beiden Kernen der männlichen und weiblichen Keimzelle enthalten sind und sich nebeneinander lagern, um so den Chromatingehalt des ersten Embryonalkerns zu bilden. Aus diesen und einigen andern Thatsachen wurde es zunächst immer wahrscheinlicher, dass die Chromatinstäbchen das Wesentlichste beim Befruchtungsprozess sind, diejenige Substanz, um deren Vereinigung es sich dabei in erster Linie handelt, dass sie der Träger der Vererbungstendenzen ist. In diesem Sinne sprachen sich kurz hintereinander Strasburger, O. Hertwig, ich selbst und v. Kölliker aus; wir betrachteten die Stäbchensubstanz des Kerns als das von Nägeli seiner Zeit in scharfsinnigem Gedankengang erschlossene und geforderte Idioplasma, die nicht flüssige, sondern organisirte, eine complicirte, feinste Structur besitzende, von einer auf die andere Generation sich übertragende Vererbungssubstanz.

Damit war aber immer noch nicht entschieden, ob nicht doch eine „Belebung des Keims“ in der Befruchtung zu sehen sei, und O. Hertwig war offenbar von diesem Gedanken noch nicht losgekommen, wenn er in derselben, eben erwähnten Schrift vom Jahre 1885 bei dem Satz stehen blieb, „die befruchtende Substanz ist zugleich der Träger der Eigenschaften, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden.“ In gewissem Sinne könnte man zwar auch heute noch diese Ausdrucksweise aufrecht halten und von einer „befruchtenden Substanz“ sprechen, insofern ja in der

That die Substanzmenge beider bei der Befruchtung zusammenwirkender Kerne erforderlich zu sein scheint, damit die Entwicklung beginne. Dabei handelt es sich aber nur um die Herstellung einer gewissen zur Entwicklung erforderlichen *Quantität* von Kernsubstanz, und die Parthenogenese zeigt uns, dass diese Quantität durch Unterbleiben der zweiten Richtungskörpertheilung auch von *einer* Geschlechtszelle *allein* geliefert werden kann. Eine „befruchtende Substanz" also im eigentlichen und bisher üblichen Sinne des Wortes gibt es nicht, und der Gedankenschritt von der alten zur neuen Befruchtungslehre vollendete sich erst dadurch, dass man diese Vorstellung einer „befruchtenden Substanz" im alten Sinne völlig aufgab und erkannte, *dass die Befruchtung überhaupt keinen andern Sinn habe, als den, die Vererbungssubstanz zweier Individuen in einem neuen Individuum zusammenzubringen.*

Dieser Schritt erfolgte durch *Strasburger* und mich. Ersterer erkannte mit mir und O. *Hertwig* die Wesensgleichheit der beiden Geschlechtszellen in Bezug auf ihren Hauptbestandtheil und die secundäre Natur ihrer Unterschiede, er ging aber über Letzteren hinaus, indem er „alle Geschlechtsdifferenzirungen" nur als Mittel auffasste, um die beiden zum Geschlechtsact nothwendigen Zellkerne zusammenzuführen. Diese Auffassung theilte ich nicht nur vollkommen, sondern verwarf von ihr aus die ganze bisherige dynamische Befruchtungstheorie, indem ich den Zweck der Befruchtung nicht mehr in einer „Belebung des Keimes", in einer „Verjüngung des Lebensprozesses" erkennen konnte, sondern einfach *in der Vermischung*

zweier individuell verschiedner Vererbungstendenzen. Was bisher gewissermassen nur eine unvermeidliche Nebenwirkung geschienen hatte, eben diese Vermischung, wurde dadurch zur Hauptsache, und was bisher als das Wesentliche gegolten hatte, die „Belebung des Keims" durch Zusammenwirken zweier entgegengesetzter Geschlechtszellen, sank vom Endzweck zum blossen Mittel herab. So sehr war ich damals schon überzeugt, dass die Thatsachen keine andre Deutung mehr gestatteten, dass ich es gradezu aussprach [1]), man müsse einen Eikern ebenso gut mit einem andern Eikern „befruchten", d. h. entwicklungsfähig machen können, als mit einem Spermakern. Es heisst in jener Schrift: „Wenn es ausführbar wäre, in das Ei irgend einer Art den Eikern eines andern Eies künstlich hineinzubringen, so würde dieser wahrscheinlich die Rolle des Spermakerns übernehmen, sich mit dem eignen Kern des ersten Eies copuliren und damit den Beweis liefern, dass Ei und Spermakern in der That gleich sind". Bekanntlich ist dieser Versuch einige Jahre später durch Boveri ausgeführt worden, wenn auch mit zwei Spermakernen, nicht mit zwei Eikernen. Der Verjüngungstheorie aber hielt ich entgegen, dass nicht etwa „polare" Gegensätze und deren Vereinigung das Wesen der Befruchtung ausmachten, dass es überhaupt dabei keine „männliche" und „weibliche" Substanz der Kernstäbchen gebe, sondern nur eine „mütterliche und väterliche" Substanz, dass das Wesen der Befruchtung nichts Anderes bedeuten könne, als eine Vermischung der Vererbungstendenzen von Vater und Mutter,

---

[1]) Weismann, „Die Continuität des Keimplasmas", Jena 1885, p. 120.

I.

Die Bedeutung der Reifungs-Vorgänge der Keimzellen.

Die Reifung des Eies.

Auf diese soeben entwickelten Vorstellungen gestützt, suchte ich nun die bisherige Deutung der Richtungskörperbildung beim thierischen Ei durch eine andere zu ersetzen. Wenn es nicht das „männliche“ Princip war, welches mit den Richtungszellen aus dem gereiften Ei entfernt werden muss, was Anderes konnte es sein?

Durch Giard, Bütschli und O. Hertwig war schon früher die Zellnatur der Richtungskörper bewiesen worden, van Beneden hatte gezeigt, dass sie Chromatin enthalten und dass bei jeder der beiden Zelltheilungen, welche zur Abschnürung einer Richtungszelle führen, die Hälfte der im Ei enthaltenen Chromatosomen mit dem Kern der Richtungszelle aus dem Ei austritt. Wenn nun das Chromatin das Idioplasma ist, d. h. die Vererbungssubstanz, diejenige Substanz, welche die Natur, das Wesen der Zelle und ihrer Descendenz bestimmt, so müssen verschiedenartige Zellen auch verschiedenartiges Idioplasma enthalten. So gestaltete

sich meine früher schon aufgestellte Keimplasma-Theorie einfach in folgender Weise. Die befruchtete Eizelle enthält in ihrem Kern Keimplasma, d. h. ein mit sämmtlichen Vererbungstendenzen der Art ausgerüstetes Idioplasma; bei jeder der Zelltheilungen, durch welche das Ei zum ganzen Organismus wird, spaltet sich dieses Idioplasma in zwei, der Masse nach gleiche Hälften für die Kerne der beiden Tochterzellen; diese sind aber ihrem Wesen nach nicht immer gleich, vielmehr nur da, wo Zellen gleicher Bedeutung entstehen, überall da aber verschieden, wo Zellen von verschiedener Entwicklungsbedeutung aus der Theilung hervorgehen. Das Keimplasma der Eizelle verändert sich also während der Ontogenese stetig, indem die in ihm enthaltenen Entwicklungstendenzen sich zerlegen und auf die Zellen der successiven Zellgenerationen mehr und mehr vertheilen, bis schliesslich jede Zellenart des Körpers nur noch diejenigen Entwicklungstendenzen enthält, die ihrer specifischen histologischen Natur entsprechen. Jede specifische Zelle wird also beherrscht von ihrem specifischen Idioplasma.

Sobald ich einmal zu dieser Vorstellung gelangt war, lag es nahe, ja war es unvermeidlich, die Verschiedenheiten zwischen Samen- und Eizelle ebenfalls auf ein verschiedenes specifisches Idioplasma zu beziehen, welches der Zelle ihren specifischen Stempel aufdrückt. Da nun aber beiderlei Keimzellen, weibliche und männliche, zugleich auch Keimplasma enthalten müssen, da ja dieses es ist, welches bei der Befruchtung sich im Furchungskern vereinigt, so schloss ich, dass in den Keimzellen von vornherein zwar Keimplasma als Kernsubstanz enthalten sei, dass aber ein Theil desselben,

gewissermassen als erste ontogenetische Entwicklungsvorstufe, sich als specifisches Sperma- oder Ei-Idioplasma abspalte, um die Keimzelle während ihres Wachsthums und der Ausbildung ihrer specifischen histologischen Charaktere zu leiten. Die Bedeutung der Zelltheilungen, durch welche die Richtungskörper abgetrennt werden, suchte ich darin, dass durch sie das nach der Erlangung ihrer definitiven Gestalt überflüssig gewordene „spermogene“ oder „ovogene“ Idioplasma aus dem Ei entfernt werde, während im Ei das inzwischen zu grösserer Masse herangewachsene Keimplasma allein zurückbliebe. Ich sah also in der Abschnürung der Richtungszellen die Entfernung des histogenen Keimzellen-Idioplasmas.

Noch während ich mit der Ausarbeitung dieses Erklärungsversuches beschäftigt war, fand ich selbst aber neue Thatsachen, welche mich zu einer Modification dieser Erklärung veranlassten und zu derjenigen Auffassung führten, welche — wie sich jetzt zeigt — die richtige ist, zu der Auffassung der Richtungskörperbildung als eines Reductionsprozesses der Vererbungssubstanz.

Diese Thatsache war die Entdeckung des Zahlengesetzes der Richtungskörper, d. h. der Erscheinung, dass bei allen befruchtungsbedürftigen thierischen Eiern zwei primäre Richtungskörper sich successive von der Eizelle abtrennen, bei den regulär parthenogenetischen aber nur eins. Nun konnte höchstens noch die erste Richtungszelle das ovogene Idioplasma enthalten, die zweite musste eine andere Bedeutung haben; denn wenn überhaupt der Gedanke von der Nothwendigkeit der Entfernung des specifischen Kernplasmas der Eizelle richtig war, so musste diese

Substanz ebenso gut und vollständig aus dem parthenogenetischen, als aus dem befruchtungsbedürftigen Ei herausgeschafft werden. Die zweite Richtungstheilung musste in jedem Falle einen andern Sinn haben. Zuerst in dem Aufsatz über die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung (1885) habe ich sie als eine „*Reduction der Vererbungssubstanz*" gedeutet, in dem Sinne nämlich, dass bei der Halbirung der Kernsubstanz für beide Tochterkerne eine *Verminderung der Zahl der darin enthaltenen „Ahnenplasmen" auf die Hälfte eintrete*. Unter „Ahnenplasmen" aber verstand ich die Einheiten des Keimplasmas verschiedener Vorfahren, welche meiner Ansicht nach in jedem heutigen Keimplasma enthalten sein müssen. Wenn das Keimplasma der lebenden Wesen vor Einführung der geschlechtlichen Fortpflanzung nur die Entwicklungstendenzen des *einen* Individuums enthalten konnte, so musste sich dies durch die geschlechtliche Fortpflanzung dergestalt ändern, dass nun bei jeder Befruchtung zwei individuell verschiedne Keimplasmen sich im Kern des Eies zusammenordneten; die Zahl dieser individuell verschiedenen Keimplasma-Arten musste aber nothwendig mit jeder weiteren Generation sich verdoppeln, und zwar so lange, bis die sich bei der Befruchtung vereinigenden Keimplasmen nicht mehr halbirbar waren, ohne ihre Fähigkeit, den ganzen Organismus aus sich hervorgehen zu lassen, aufzugeben, d. h. also, bis sie die *Minimalgrenze ihrer Masse* erreicht hatten. Von diesem Augenblick an konnte geschlechtliche Fortpflanzung nur dadurch ermöglicht werden, dass entweder die Kernsubstanz an Masse fort und fort um das Doppelte anwuchs, oder — da dies nicht möglich war — dadurch, dass vor jeder Befruchtung das Keim-

plasma jeder Keimzelle halbirt wurde, nicht blos der Masse nach, sondern vor Allem der darin enthaltenen Individualitäts-Einheiten nach, eben jenen Ahnen-Keimplasmen, oder wie ich sie kurz nannte: Ahnenplasmen.

So deutete ich also nach Entdeckung des Zahlengesetzes der Richtungskörper die erste Richtungstheilung als Entfernung des ovogenen Idioplasmas aus dem Ei, die zweite aber als die Halbirung der Zahl der im Keimplasma enthaltenen Ahnenplasmen. Diese musste erfolgen, damit im befruchteten Ei sich die Zahl der Ahnenplasmen nicht verdoppele, und die nothwendige Consequenz dieser Ansicht war, dass auch die Samenzelle eine Herabsetzung ihrer Ahnenplasmen auf die Hälfte erfahre. Ich postulirte daher eine Reductionstheilung auch für die Samenzellen, und es unterlag für mich „keinem Zweifel“, dass auch bei ihnen „zu irgend einer Zeit und in irgend einer Weise“ dieser Vorgang stattfinden müsse, wenn es mir auch durchaus nicht nothwendig schien, dass er genau in denselben Formen ablaufe, wie bei den Eizellen. Ich bezeichnete [1]) es sogar im Voraus als „ganz wohl denkbar“, dass diese Theilung hier insofern in anderer Weise vor sich gehe, wie beim Ei, als hier beide Tochterzellen gleich gross ausfallen und beide zu Samenzellen werden könnten, keine demnach die Gestalt eines verkümmernden Richtungskörpers annehme.

[1]) Siehe: Schrift No. VI, p. 58 (1887).

Die Reifung der Samenzellen.

Es ist mir nicht vergönnt gewesen, selbst die Thatsachen beizubringen, welche die Richtigkeit dieser Voraussage in Betreff der Samenzellen bestätigten; meine seit lange leidenden Augen, welche schon so manchmal meiner mikroskopischen Forschung Halt geboten haben, machten mir auch jetzt wieder die Fortsetzung dieser Arbeiten unmöglich. Dafür hat aber Oscar Hertwig vor Kurzem eine Darstellung der Entwicklung der Samenzellen von Ascaris megalocephala gegeben, welche in schönster Weise die Reductionstheilung beider männlichen Keimzellen nicht nur nachweist, sondern auch zeigt, dass sie grade in der Weise verläuft, wie ich es als möglich vorausgesehen hatte.[1])

Da durch diese neuen Thatsachen unsere Ideen über den Vorgang der Befruchtung nach mehreren Seiten hin den Abschluss erhalten, so mögen sie in kurzer Zusammenfassung hier mitgetheilt werden. Vielleicht gelingt es dann, auch in den Sinn und die Bedeutung jenes Reductionsprozesses noch etwas tiefer als bisher einzudringen.

Bekanntlich gilt Ascaris megalocephala seit Edouard van Beneden's klassischen Untersuchungen über die Befruchtungsvorgänge bei diesem Wurm als das günstigste Object für die Beobachtung der feinsten Vorgänge in den Kernen der Keimzellen; die Kernstäbchen sind hier nicht nur verhältnissmässig sehr gross, sondern auch sehr gering an Zahl. Boveri hat zuerst gezeigt, dass in Bezug auf diese Zahl zwei Varietäten des Wurms existiren, von denen

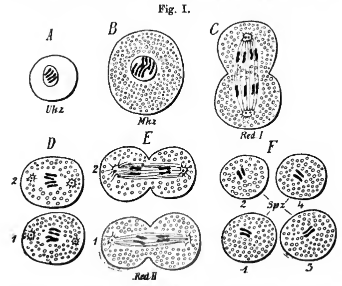
[1]) Oscar Hertwig, „Ueber Ei- und Samenbildung bei Nematoden“, Archiv f. mikr. Anat. 1890.

die eine zwei Kernstäbchen in den jnngen Keimzellen enthält, die andere deren vier. O. Hertwig fand jetzt, dass sich dieser Unterschied — wie zu erwarten war — auch anf das männliche Geschlecht erstreckt, dessen jüngste Keimzellen in der einen Varietät ebenfalls nnr zwei, in der andern vier Kernstäbchen anfweisen. Er bezeichnet die erste Varietät als Var. univalens, die zweite als Variatio bivalens. Da die Vorgänge der Samenbildnng bei beiden sich nur durch die Zahl der Kernstäbchen nnterscheiden, so werde ich der folgenden Darstellung nur die eine Varietät, die Var. bivalens zn Grunde legen.

Die Ausbildung der Samenzellen lässt hier drei Stadien unterscheiden. Das erste derselben besteht ans den „Ursamenzellen“, den jüngsten Keimzellen, deren nächste Aufgabe es ist, sich dnrch fortgesetzte Zweitheilung zn vermehren. Die Theilung des Kerns geschieht durch Mitose nach dem gewöhnlichen Schema; die vier Kernstäbchen spalten sich der Länge nach nnd ihre Spalthälften werden den beiden Tochterkernen zugewiesen. Erst nach längerer Dauer dieses Vermehrnngsprozesses gehen diese Zellen in das zweite Stadinm, das der „Samen-Mutterzellen“ über. Als solche vermehren sie sich znnächst nicht mehr, sondern wachsen nur bedentend und ihr Kern nimmt die sog. Rnheform an, d. h. es bildet sich ein Kerngerüst, in welchem die Kernstäbchen sich „auflösen“. Erst wenn diese Zellen ihre definitive Grösse erreicht haben, beginnen die Vorbereitungen zu nenen Theilungen und zwar zu nur zweien, die nnmittelbar anfeinander folgen nnd die ganze Entwicklnng abschliessen. Diese nun enthalten die von mir postulirte Reductionstheilung. Aus den im Kernnetz fein vertheilt enthaltenen Chromatin-

körnchen bilden sich acht zuerst lange und wenig dichte Stäbchen oder Fäden, die sich dann zu kurzen dicken Stäbchen verkürzen und durch die inzwischen aufgetretenen Polkörperchen oder Centrosomen derart gerichtet werden, dass vier von ihnen dem einen, die vier andern dem andern Pole zugewandt sind. Es erfolgt nun eine Theilung des Kerns und der Zelle, deren Resultat also zwei Tochterzellen sind, von welchen jede wieder ebenso viele Stäbchen enthält als die Ursamenzellen, nämlich vier. Daran schliesst sich unmittelbar, und ohne dass der Kern vorher ein Ruhestadium durchläuft, nach demselben Schema eine zweite Theilung, durch welche die Zahl der Stäbchen abermals halbirt wird,

Fig. I.



Samenbildung von Ascaris megalocephala var. bivalens, frei nach O. Hertwig. *A* Ursamenzelle, *B* Muttersamenzelle, *C* erste Reductionstheilung, *D* die beiden Tochterzellen, *E* zweite Reductionstheilung, *F* die vier Enkelzellen-Samenzellen.

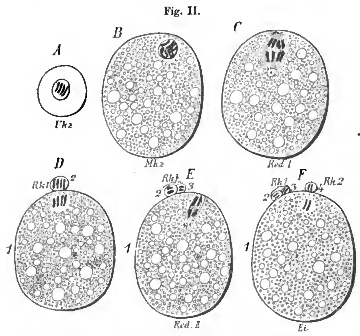
so dass schliesslich jede Tochterzelle zweiter Ordnung deren nur eins enthält.

In Bezug auf die Kernstäbchen besteht also der ganze Vorgang darin, dass zuerst die ursprüngliche Zahl der Stäbchen von vier auf acht verdoppelt wird, um dann durch zwei aufeinander folgende Theilungen zunächst halbirt, dann geviertelt zu werden. Das Endresultat ist somit eine Halbirung der in den Ursamenzellen enthaltenen Stäbchenzahl.

Bekanntlich geschieht genau dasselbe durch die beiden Richtungstheilungen der Eizelle. Auch hier vermehrt sich zuerst die Stäbchenzahl auf das Doppelte, um dann durch zwei aufeinander folgende Theilungen auf die halbe Zahl herabgesetzt zu werden. Ueberhaupt weist die Eibildung in ihren Grundzügen genau denselben Entwicklungsgang auf wie die Samenzelle. Die von O. Hertwig für die Samenentwicklung nachgewiesenen zwei ersten Stadien finden sich auch bei der Eibildung wieder: das Stadium der Ureier entspricht den Ursamenzellen und das der „Eimutterzellen" oder der zu voller Grösse herangewachsenen Eier unmittelbar vor den Reductionstheilungen entspricht den Samen-Mutterzellen. Ein Unterschied besteht nur darin, dass die Eier in diesem zweiten Stadium meist schon ihre definitive Gesalt und Grösse erreichen, meist auch schon ihre Hüllen ausgebildet haben, und dass meist erst am abgelegten oder doch schon aus dem Ovarium ausgetretenen Ei jene beiden letzten Theilungen stattfinden, die zusammen als Reductionstheilung aufzufassen sind. Damit hängt es dann auch offenbar zusammen, wie ich früher schon geltend machte, dass die Zelltheilung hier eine so ungleiche ist und dass die

Tochterzellen, welche aus ihr hervorgehen, nicht alle als Eier functioniren können, vielmehr nur die grösste von ihnen, diejenige, die allein das nöthige Nahrungsmaterial zum Aufbau des Embryo in sich enthält.

Fig. II.



Eibildung von Ascaris megalocephala var. bivalens.

Im Uebrigen aber entspricht die Bildung der Richtungszellen durchaus den beiden Theilungen der Samenmutterzellen; es sind in beiden Fällen zwei successive Zelltheilungen, denn auch bei der Eibildung theilen sich beide Tochterzellen erster Generation noch einmal, nicht nur die grössere, die Eizelle, sondern auch die Richtungszelle. Bekanntlich theilt

sich die erste der beiden primären Richtungszellen stets in zwei secuntäre Richtungszellen, und man hat sich bisher immer vergeblich nach der Bedeutung dieses scheinbar zwecklosen Vorgangs gefragt. Jetzt sehen wir, dass er auf einer Fortführung der phylogenetischen Entwicklung, auf einer Beibehaltung der früher einmal herrschenden gleichen Reductionstheilung der Ureizelle in vier functionsfähige Eizellen beruht.

Aber noch in einem andern, offenbar entscheidenden Punkt entsprechen sich die Reductionstheilungen bei Eiern und Samenzellen, nämlich in der Art und Weise, wie die Kernstäbchen auf die Tochterkerne vertheilt werden. Der Prozess der Karyokinese verläuft hier anders als bei irgend einer andern Kerntheilung des Körpers, indem nämlich hier keine Längsspaltung, d. h. Verdopplung der Kernstäbchen eintritt, durch welche jedes ursprüngliche Stäbchen der Aequatorialplatte beiden Tochterkernen zugeführt wird, sondern statt dessen die halbe Zahl der Stäbchen nach dem einen, die andere halbe Zahl derselben nach dem andern Pol der Spindel geführt wird. Zwischen beiden Theilungen liegt auch kein Ruhestadium des Kerns, während dessen die Stäbchen sich wieder auf das Kerngerüst vertheilen, sondern unmittelbar nacheinander folgen sich die beiden Theilungen. Wenn die von mir geforderte Reductionstheilung überhaupt existirt, so muss sie hier liegen, denn soweit überhaupt ein Beweis durch Beobachtung für dieselbe geleistet werden kann, soweit liegt er hier vor. Die Zahl der Kernstäbchen wird auf die Hälfte herabgesetzt, die Masse der Kernsubstanz wird also jedenfalls halbirt. Wenn wir aber annehmen müssen, dass die Kernstäbchen eines Kerns nicht absolut gleich sind,

sondern aus verschiednem, von verschiednen Vorfahren herrührendem Keimplasma, d. h. aus Ahnenplasmen bestehen, dann ist damit auch die Reduktion der Ahnenplasmen zugestanden.

Nur in einem Punkt lassen uns die durch O. *Hertwig* beigebrachten neuen Thatsachen im Dunkeln. Wir sehen wohl, dass hier wie bei der Eizelle eine Reduction der Kernstäbchenzahl auf die Hälfte erfolgt, wir fragen aber vergeblich, warum hierzu zwei successive Theilungen erforderlich sind, während doch — so scheint es — eine einzige genügen müsste. Ich hatte daraus, dass bei parthenogenetischen Eiern nur *ein* Richtungskörperchen sich vom Ei ablöst statt der zwei, welche von allen befruchtungsbedürftigen Eiern sich abtrennen, den Schluss gezogen, dass die erste der beiden Theilungen eine andere Bedeutung haben müsste als die zweite; ich hielt die zweite Theilung allein für die Reductionstheilung, und dies war ein logisch vollkommen richtiger Schluss, solange man noch nicht wusste, dass in der Eimutterzelle die *doppelte* Zahl von Stäbchen vorhanden ist, wie in der Ureizelle. Da es sich bei der geforderten Reductionstheilung nur um eine Halbirung des Kernmaterials handeln konnte, so musste *eine* Theilung dafür genügen. Wir wissen jetzt, dass zwei Theilungen dafür nothwendig sind, weil die Zahl der Stäbchen sich vor Beginn der Reductionstheilungen zuerst verdoppelt. Aber wozu dient diese Verdoppelung? das ist der dunkle Punkt, den auch die Spermatogenese von Ascaris nicht ohne Weiteres aufklärt. Meine frühere Deutung der ersten Richtungskörpertheilung als der Entfernung des „ovogenen" Kernplasmas aus dem Ei muss fallen, darüber kann heute kein Zweifel mehr sein, aber wie

erklären wir jetzt die Nothwendigkeit von zwei Theilungen besser? Warum muss das Kernmaterial erst auf das Doppelte gebracht werden, wenn es sich doch darum handelt, es auf die Hälfte herabzusetzen? Auch O. Hertwig stellt diese Frage, ohne aber jetzt schon eine Antwort darauf geben zu können. Er hofft, dass „durch ein genaueres Studium der Art und Weise, wie die chromatischen Elemente für die zwei einander folgenden Theilungen angelegt werden, vielleicht in Zukunft noch eine Vertiefung unserer Kenntnisse von dem Wesen des ganzen Verbreitungsprozesses herbeigeführt werden könne." Ich hoffe das auch; in den Vorgängen, welche im ruhenden Kern der Ei- und Samenmutterzelle die Herstellung einer Doppelzahl von Chromatinstäbchen herbeiführen, liegt ohne Zweifel der Schlüssel zum Verständniss der Nothwendigkeit dieser Verdoppelung, die zunächst so überflüssig und räthselvoll aussieht.

Ob es nun gelingen wird, die dabei sich abspielenden Vorgänge durch die blosse Beobachtung klar zu legen, ich meine, ob die morphologischen Vorgänge sich soweit ins Kleinste hinein verfolgen lassen werden, dass man aus ihnen allein schon den Sinn des Prozesses erkennt, lässt sich nicht im Voraus sagen. Ohne die Führung leitender Gedanken, so möchte ich glauben, wird es kaum möglich sein, die Aufmerksamkeit des Beobachters dem Wesentlichen zuzuwenden, zumal hier wahrscheinlich Differenzen der Substanz mit im Spiele sind, die man überhaupt nicht sehen, die man aber vielleicht mit einiger Sicherheit erschliessen kann.

So möchte es vielleicht auch möglich sein, von der Basis der Hertwig'schen Beobachtungen aus noch etwas tiefer in die Bedeutung der merkwürdigen Vorgänge der

Reductionstheilung einzudringen, wenn man die Thatsachen vom Gesichtspunkt der Ahnenplasmen-Theorie aus ins Auge fasst.

Die zweimalige Halbirung der Kernsubstanz bei der Keimzellen-Bildung.

In Bezug auf das Ei könnte diese Frage auch so formulirt werden: Was bedeutet die erste Richtungstheilung, da ja doch die zweite allein zur Halbirung der Kernsubstanz genügen würde? In Bezug auf die Samen-Mutterzelle muss die Frage lauten: warum werden zwei Theilungen ausgeführt, da eine allein die Normalzahl der Kernschleifen auf die Hälfte herabsetzen würde. Die nächste Antwort auf beide Fragen liegt darin, dass die Kernstäbchenzahl zu Beginn des Reductionsprocesses sich verdoppelt, folglich geviertelt werden muss, wenn schliesslich eine Herabsetzung auf die Hälfte der Normalzahl eintreten soll. So werden wir zu der Frage geleitet, weshalb ist eine anfängliche Verdoppelung der Kernstäbchen erforderlich?

Wenn man die Spermatogenese allein ins Auge fasst, könnte man daran denken, es möchte sich hier einfach darum handeln, die Zahl der Samenzellen möglichst zu erhöhen, also auf das Vierfache zu bringen, statt nur auf das Doppelte; allein der Vergleich mit der Ei-Mutterzelle, von deren vier Nachkommen nur einer zur vollen Ausbildung kommt, macht jede weitere Erörterung dieses Gedankens überflüssig.

Meine Vermuthung ist in dem Folgenden enthalten. Ich gehe aus von der Vorstellung, welche mich zu dem Reductionsgedanken geleitet hat, d. h. von der Zusammensetzung des

Keimplasmas, also der wirksamen Substanz der Kernstäbchen aus „Ahnenplasmen". Wie ich seiner Zeit schon bei der ersten Darlegung dieser Idee entwickelte, gelangt man zu dieser Vorstellung unter gewissen Voraussetzungen mit Nothwendigkeit. Die erste Voraussetzung ist die, dass die Vererbungssubstanz der beiden Eltern bei ihrer Vereinigung bei der Befruchtung nicht zu einer Masse verschmilzt, sondern eine gewisse Selbstständigkeit bewahrt. Dies stimmt insoweit mit den Thatsachen, als bei der Befruchtung väterliche und mütterliche Stäbchen zwar in nächste Nachbarschaft im selben Kerne zu liegen kommen, nicht aber wirklich zu einer einzigen Masse verschmelzen. Gesetzt nun, dies bliebe während der ganzen Ontogenese so, so würde man sich die Thätigkeit der Kernstäbchen nicht anders denken, als so, dass in jeder Zelle väterliche und mütterliche Kernstäbchen in gleicher Zahl lägen und dass beide zusammen die Zelle beeinflussten. Wie das etwa geschähe, wissen wir heute noch nicht, und es kann auch hier ganz bei Seite bleiben, da wenigstens so viel feststeht, dass es geschieht. Es würde also dann sowohl das väterliche als das mütterliche Kernstäbchen der befruchteten Eizelle die Entwicklungstendenzen der Art voll und ganz enthalten, so also, dass jedes von ihnen, wenn es allein, d. h. bei Abwesenheit des andern in genügender Menge vorhanden wäre, um das Ei zur Entwicklung zu bestimmen, es Alles in sich enthielte, was nöthig ist, um ein vollständiges Individuum der Art aus diesem Ei hervorgehen zu lassen. Ebenso würde es sich auf jedem folgenden Stadium der Embryogenese verhalten, nur mit dem Unterschied, dass nur die noch fehlenden, nicht aber die schon zurückgelegten Stadien potentia in den Embryonalzellen enthalten wären;

aber auch dann noch enthielte jede Zelle ihre getrennten väterlichen und mütterlichen Kernstäbchen, von denen jede Stäbchenart für sich allein im Stande sein würde, alle folgenden Stadien hervorzurufen. So bliebe es auf dem ganzen Weg von der befruchteten Eizelle der ersten Generation bis zu den Keimzellen, männlichen oder weiblichen, des daraus hervorgehenden kindlichen Organismus. Es erfolgte also nicht eine Verschmelzung der beiderlei Kernsubstanzen zu einer Masse, derart dass etwa die entsprechenden Anlagen beider Eltern sich zusammenlagerten, sondern die Vererbungssubstanz des Vaters bliebe für sich, wie diejenige der Mutter. Diese Substanzen nun sind also Einheiten, von denen *jede sämmtliche Anlagen enthält, welche zur Herstellung eines Individuums erforderlich sind*, jede aber mit individueller Färbung, also nicht völlig gleich. Solche Einheiten habe ich Ahnenplasmen genannt und stelle mir vor, dass bei den heute lebenden Organismen in dem Chromatin einer reifen Keimzelle deren mehrere, oder viele enthalten sind, dass also jedes elterliche Kernstäbchen eine gewisse Anzahl derselben bedeutet.

Ich habe oben schon kurz daran erinnert, wie ich die Anhäufung vieler solcher Ahnenplasmen in einer Kernmasse ableite und daraus wieder die Nothwendigkeit einer Reduktionstheilung. Es ist vielleicht nicht überflüssig, noch einmal darauf zurückzukommen. Die beiden elterlichen Keimplasmen, welche sich beim phyletischen Beginn der geschlechtlichen Fortpflanzung zum ersten Mal zum Furchungskern des Kindes vereinigten, können nur je eine einzige Individualität potentia enthalten haben, sie müssen in gewissem Sinne also „völlig gleichartig“ gewesen sein. Das schliesst

natürlich eine sehr complicirte Structur, eine Zusammensetzung aus einer Menge verschiedner „Anlagen", oder doch verschiedenartiger Theilchen durchaus nicht aus; wohl aber bedingt es, dass jede solche „Anlage" nur einmal und also auch nur in einer einzigen Varietät vorhanden war. Ich denke mir dieses primäre Keimplasma ganz so, wie ein einziges „Ahnenplasma" der heutigen Arten, nur vielleicht relativ grösser, d. h. seine einzelnen „Anlagen" noch nicht auf das heute nothwendige Minimum von Masse beschränkt.

In den Keimzellen des ersten geschlechtlich erzeugten Individuums aber ändert sich dies. Nun treten die Kernstäbchen der beiden Eltern zu einem Kern zusammen und bilden zusammen die Vererbungssubstanz des Kindes. Wenn nun, wie vorausgesetzt wurde, die väterliche und mütterliche Vererbungssubstanz nicht verschmilzt, sondern nur höchstens sich aneinanderlegt, so müssen in den Keimzellen dieser Kinder zwei der Species nach gleiche, dem Individuum nach aber verschiedene solche Substanzen nebeneinander enthalten sein. Soll nun die Masse der Kernsubstanz nicht vermehrt werden, so muss die Masse jeder der beiden Arten von Kernsubstanz auf die Hälfte herabgesetzt werden. Stellen wir uns die Kernsubstanz einer solchen Keimzelle zu einem Faden verbunden vor, so wird die eine Hälfte desselben aus väterlichem, die andere aus mütterlichem Keimplasma bestehen.

Ich erinnere hier an die schematischen Bilder, durch welche ich in meiner früheren Abhandlung klar zu machen suchte, wie nun in jeder folgenden Generation die doppelte Zahl von „Ahnenplasmen" verschiedener Art im Keimplasma

zusammentreffen und wie die einzelnen in ihm zusammentreffenden Keimplasmen bei der Bildung der Keimzellen für die folgende Generation jedesmal auf die Hälfte an Masse verkleinert werden müssen, wenn nicht die Gesammtmasse des Keimplasmas jedesmal auf das Doppelte anwachsen soll. Zuletzt aber muss einmal eine Grenze dieser steten Verkleinerung der „Ahnenplasmen“ erreicht werden, und zwar dann, wenn die Substanzmenge, welche nöthig ist, damit alle „Anlagen“ des Individuums darin enthalten sein können, ihr Minimum erreicht hat. Offenbar kann diese Einheit nicht unendlich klein werden, sie muss vielmehr immer eine gewisse, wenn wohl auch sehr geringe Grösse beibehalten. Das geht schon aus dem höchst complicirten Bau hervor, den wir ihr ohne alle Frage zuschreiben müssen. Diese Einheit der heutigen Keimplasmen nun nannte ich ein „Ahnenplasma“. Man hat mich vielfach dahin missverstanden, als hätte ich damit die letzten biologischen Einheiten des Idioplasmas bezeichnen wollen. Nichts hat mir ferner gelegen; ich denke mir das einzelne Ahnenplasma vielmehr von sehr verwickeltem Bau, zusammengesetzt aus ungemein zahlreichen biologischen Einheiten, und habe dies nur deshalb ganz unberührt gelassen, weil es zur Entwicklung des Begriffes der Reductionstheilung entbehrlich schien. Wenn ich die Einheit des Ahnenplasmas untheilbar nannte, so war damit nicht die mechanische Untheilbarkeit gemeint, sondern jene Untheilbarkeit, welche darauf beruht, dass eine Einheit, wenn sie getheilt wird, ihren ursprünglichen Charakter verliert. Wenn man einen Hund in zwei Hälften zerlegt, so ist keine der beiden Hälften mehr ein Hund, und ebenso ist — dem Begriffe nach — ein halbes

Ahnenplasma kein Ahnenplasma mehr, d. h. nicht mehr eine zur Hervorrufung eines vollständigen Individuums befähigte Vererbungs-Einheit, oder wenn wir es mit Bezug auf seinen feinsten Bau ausdrücken wollen: ein Hälfte allein enthält nicht mehr alle Anlagen zum ganzen Individuum. Bei jeder neuen Befruchtung also müsste die doppelte Zahl dieser Einheiten zusammenkommen, wenn nicht vor ihrer Vereinigung eine Halbirung ihrer Zahl einträte. Die Nothwendigkeit einer solchen Halbirung ist es, welche durch den vorhergehenden Gedankengang klargelegt werden sollte.

Fussend auf ihn, postulirte ich für beiderlei Keimzellen eine der Befruchtung vorhergehende „Reductionstheilung" des Kernmaterials, d. h. eine Theilung, die der gewöhnlichen Theilung entgegengesetzt sei, indem sie nicht wie diese sämmtliche Ahnenplasmen auf beide Tochterkerne gleichmässig vertheile — „Aequationstheilung" —, sondern die Zahl der Ahnenplasmen halbire, dem einen Tochterkern diese Ahnenplasmen, dem andern jene zuführe. Für das Ei sah ich die verlangte Reductionstheilung in der zweiten Richtungstheilung, von der durch die vorzüglichen Untersuchungen van Beneden's und Carnoy's' an Ascaris megalocephala damals schon bekannt war, dass durch sie zwei von den vier Kernstäbchen dem zweiten Richtungskörper zugeführt werden, während die zwei andern den Eikern bilden.

Der Gedanke der Reductionstheilung, wie ich ihn damals entwickelt habe, scheint bisher bei den deutschen Forschern wenig Beifall gefunden zu haben. Ausser Platner und Oscar Hertwig weiss ich nur noch Henking der ihn angenommen hätte. Ersterer gebraucht den Aus-

druck, ohne sich darüber zu erklären, ob er ihn in meinem Sinne gebraucht. Dies versteht sich aber nicht von selbst, da man ja auch die blosse Halbirung der Chromatin-Masse so bezeichnen kann. Das, was wir sehen können, ist ja überhaupt nur die Massenreduction, und auch die Platner-Hertwig'schen Entdeckungen lehren uns direct nicht mehr, als dass bei den beiden Theilungen der Mutterzelle die Zahl der Kernstäbchen und damit zugleich die Masse der Vererbungssubstanz auf die Hälfte herabgesetzt wird. O. Hertwig scheint meine eben entwickelte Deutung anzunehmen, wenigstens findet er, „ich hätte darin das Rechte getroffen, wenn ich den Vorgang, durch welchen der zweite Richtungskörper gebildet wird, als eine Reductionstheilung bezeichne, durch welche vom Keimplasma so viel entfernt werde, als nachher durch den Samenkern wieder eingeführt werde". Auch seine eigne Definition von der Bedeutung des Vorgangs scheint mit der meinigen übereinzustimmen, wenn er sagt: „Es soll dadurch in einfachster Weise verhindert werden, dass durch die im Befruchtungsact erfolgende Verschmelzung zweier Kerne eine Summirung der chromatischen Substanz und der chromatischen Elemente auf das Doppelte des für die betreffende Thierart geltenden Normalmaasses herbeigeführt wird."

Erwägt man aber weiter, dass O. Hertwig die Ahnenplasmen-Theorie verwirft und im Gegensatz zu ihr ein völliges Verschmelzen des mütterlichen und väterlichen Keimplasmas annimmt, so überzeugt man sich, dass für Hertwig der Reductionsvorgang in dem Sinne, wie ich ihn aufgestellt habe, nicht wohl existiren kann, und dass die einzige Reduction, welche von seinem Standpunkte aus denkbar ist, eine

einfache Massen-Reduction ist. Offenbar ist dies nicht seine Meinung, denn er spricht ja auch von „chromatischen Elementen“, allein es fragt sich, welcherlei Elemente dies sein sollen, wenn Ahnenplasmen nicht existiren. Mir scheint, dass nur unter der Voraussetzung von Ahnenplasmen ein Reductionsvorgang Sinn hat, es sei denn, man spreche von blosser Massen-Reduction. Dass aber eine Massen-Reduction der Zweck dieser merkwürdigen, nirgends in der ganzen Entwicklungsgeschichte der Thiere sich wiederholenden Doppeltheilung der Kernsubstanz sein sollte, ist wohl sehr unwahrscheinlich. Erst wird die Masse der Kernsubstanz aufs Doppelte gebracht, damit sie nachher durch zwei Theilungen auf die Hälfte herabgesetzt werde! Es wäre offenbar einfacher, wenn die vorherige Vermehrung der Masse unterbliebe, ja es lässt sich nicht einmal einsehen, warum nicht die Kernsubstanz der Ei- und Samen-Mutterzelle, anstatt auf das Vierfache der Masse heranzuwachsen, die für die fertige Ei- oder Samenzelle erforderlich ist, nicht von vornherein nur bis zum Einfachen anwächst. Man könnte etwa einwerfen, dass das Wachsthum der Ei- und Samenmutterzelle und ihre histologische Ausbildung eine solche Masse von Kernsubstanz erfordere. Wir wissen nun zwar wenig oder nichts über die Beziehungen zwischen der Masse der Kernsubstanz und der Masse des Zellkörpers, dass aber dieses Verhältniss in diesem Falle bestimmend wäre, muss schon deshalb bezweifelt werden, weil Ei- und Samenzelle meistens so ausserordentlich verschieden an Grösse sind, weil ferner vor Allem die Eizellen bei verschiedenen Arten sehr verschiedene Grössen erreichen u. s. w. Wissen wir doch durch Boveri, dass selbst bei ein und

derselben Art zwei Varietäten der sonst ununterscheidbaren Keimzellen existiren, von denen die eine die doppelte Zahl von Kernstäbchen und, soweit man urtheilen kann, auch die doppelte Masse von Kernsubstanz enthält, wie die andere. Also bei der Reductionstheilung kann es sich nicht um eine blosse Massentheilung handeln.

Es bleiben also für O. Hertwig die „chromatischen Elemente“. Was sind nun aber diese Elemente? Sind es die kleinsten Lebenstheilchen, etwa die Pangene von de Vries? Bekanntlich hat dieser ausgezeichnete Botaniker in einer höchst anregenden und ideenreichen Schrift entwickelt, wie er sich die Kernsubstanz der befruchteten Eizelle aus zahllosen kleinsten Theilchen zusammengesetzt denkt, die er Pangene nennt. Er möchte damit an Darwin's Pangenesis erinnern, mit der seine eigene Theorie einige Aehnlichkeit hat. Diese Pangene nun sind nicht wie die „Keimchen“ Darwin's Zellen-Erzeuger, sondern sie sind die Träger der verschiedenen Eigenschaften der Zellen. Nimmt man nun mit de Vries an, die Kernsubstanz der Keimzellen bestehe aus zahlreichen Arten solcher Pangene, so kann man dieselben sich entweder ganz ungeordnet aber gleichmässig gemischt darin enthalten denken, oder aber in bestimmter Weise geordnet. Im ersteren Fall würde eine jede Theilung (Reduction) der Masse nichts Anderes bewirken, als eine Massenverringerung, die Bestandtheile beider Hälften würden dieselben bleiben, die „chromatischen Elemente“ würden dadurch keineswegs auf die Hälfte herabgesetzt, sondern in jeder Hälfte würden alle Elemente enthalten sein. Wären aber diese Pangene in einer bestimmten Ordnung im Keimplasma enthalten, und bezeichnen wir

einmal die Grnppen derselben mit Hertwig als Anlagen, ohne nns irgend näher darüber auszusprechen, wie diese Anlagen etwa zn denken sind, so muss eine Halbirung der Masse des Keimplasmas oder der Kernsubstanz zwei Hälften geben, von denen keine alle Anlagen enthält, die zum Aufbau des Individuums erforderlich sind, wohl aber viele Doppelanlagen. Denn Hertwig stellt sich vor, dass die „Anlagen“, welche im Keimplasma der mütterlichen nnd väterlichen Keimzelle nach seiner Anschauung enthalten sind (a. a. O. p. 110), sich mischen, wie dies auch de Vries angenommen hat. Er bezeichnet es „als nicht unwahrscheinlich“, dass bei der von ihm vorausgesetzten völligen Mischung und Durchdringung der elterlichen Kernsubstanzen „gleiche Anlagen sich enger aneinander schliessen werden, als entferntere, und dass sich aus gleichen, aber variirenden Anlagen väterlicher und mütterlicher Herkunfs eine Mittelform durch gegenseitige Beeinflussung bildet“. Ich habe das Wort Mittelform gesperrt drucken lassen, weil mir grade darauf Alles anzukommen scheint, denn offenbar kann die Mittelform einer Anlage nun nur als eine, nicht mehr als zwei getrennte Anlagen angesehen werden. Es würde also nach Hertwig aus der Verschmelzung der beiden elterlichen Keimplasmen eine mittlere Form von Keimplasma hervorgehen, welches nicht mehr jede „Anlage“ doppelt, sondern nur noch einfach besässe. Dieses Keimplasma könnte wachsen, es könnte durch eine grössere oder kleinere Masse repräsentirt sein, aber es könnte nnmöglich halbirt werden, ohne seinen Charakter als Keimplasma zu verlieren, es sei denn, dass es vorher aufs Doppelte angewachsen nnd dass alle seine Anlagen verdoppelt und symmetrisch zu beiden Seiten der

Theilungsebene angeordnet wären, wie die Antimeren bei einem bilateralen Thier. Aber auch in dem letzten Falle würde eine Reductionstheilung, d. h. eine Beseitigung der halben Zahl entsprechender, aber individuell verschiedener chromatischer Elemente nicht möglich sein, weil beide Theilhälften genau dieselben Anlagen enthalten müssten! O. Hertwig täuscht sich, wenn er glaubt, eine Reductionstheilung nicht nur der Masse der Kernsubstanz, sondern auch der „chromatischen Elemente" annehmen zu können. In seinem durch Verschmelzung der väterlichen und mütterlichen „Anlagen" bestehenden Keimplasma gibt es gar keine verschiedenartigen Anlagen ein und desselben Theiles oder Organes, die elterlichen Verschiedenheiten haben sich ja nach seiner Annahme ausgeglichen und es ist jede „Anlage" nur in einer Mittel-Varietät vorhanden. Woher sollte da die Nothwendigkeit oder auch nur die Möglichkeit einer Reduction kommen? Welche Einheiten sollen an Zahl reducirt werden?

Man sieht, wir kommen um die Annahme höherer Einheiten des Keimplasmas nicht herum, von denen die einzelne den gesammten Anlagencomplex der Art enthält, mag man dieselben nun mit mir „Ahnenplasmen" nennen, oder anderswie. Ich werde an einem anderen Ort ausführen, dass diese Annahme aber keineswegs nur zum Verständniss der Reductionstheilung nothwendig ist, sondern dass sie auch von den Vererbungserscheinungen selbst gefordert wird. Hier wollte ich nur zeigen, dass der Begriff der Reductionstheilung die Vielfachheit äquivalenter, aber individuell gefärbter Einheiten im Keimplasma des befruch-

teten Eies voraussetzt und ohne diese Voraussetzung einen Sinn überhaupt nicht hat.

Wenn wir also heute mit noch grösserer Sicherheit als vor einigen Jahren die Doppeltheilung der Ei- und Samenmutterzellen als einen Reductionsvorgang auffassen dürfen, so liegt darin zugleich ein weiterer Beleg dafür, dass das Keimplasma aus „Ahnenplasmen" zusammengesetzt ist, d. h. aus Vererbungseinheiten höherer Ordnung, von denen jede — falls sie allein die Eizelle beherrschen würde — die gesammte Ontogenese zu leiten, also ein vollständiges Individuum der Art herzustellen im Stande wäre.

Ehe ich nun zu zeigen suche, in welcher Weise man von dieser Grundanschauung aus neues Licht auf die in den letzten Jahren errungenen neuen Thatsachen werfen kann, möchte ich nur noch einige Worte über die Selbstständigkeit der mütterlichen und väterlichen Chromosomen sagen.

Nach meiner Ansicht ist das Kernstäbchen aus einer Reihe von Ahnenplasmen zusammengesetzt, welche unter sich in keinem tieferen Zusammenhange stehen, sondern sich nur äusserlich an einander reihen; sie bilden also keine „Individualitäten" (Boveri), worunter man doch wohl etwas Ganzes im Sinne einer innern gesetzmässigen Beziehung der Theile zu einander verstehen muss, welches ihre mechanische Zerlegung in dem Ganzen gleichwerthige lebens- und functionsfähige Stücke verbietet. Derartige „Individualitäten" sind für mich nur die Ahnenplasmen oder, wie ich sie von jetzt an kürzer nennen möchte: die Ide.[1]) Diese

[1]) Die Ausdrücke: Id und Idant sollen an Nägeli's „Idioplasma" erinnern, dessen Theile sie sind. Es schien mir durchaus

könnten nicht getheilt werden, ohne ihrer Fähigkeit, den Aufbau eines Individuums zu leiten, verlustig zu gehen, während nach meiner Auffassung die Reihen von Ahnenplasmen, welche das Stäbchen oder den „Idanten“[1]) zusammensetzen, sehr wohl an beliebiger Stelle getrennt und durch andre Reihen von Ahnenplasmen ergänzt werden könnten, ohne dadurch in ihrer Grundkraft, die Ontogenese der betreffenden Art zu leiten, etwas einzubüssen. Nur die Individualität des aus dieser Ontogenese hervorgehenden Bion würde dadurch mehr oder weniger stark verändert werden.

Für mich würde also an und für sich die Auflösung der Chromatinstäbe oder Idanten bei jedem „Ruhestadium“ des Kerns nichts Unannehmbares enthalten, wenn dabei nur die einzelnen Ide unaufgelöst blieben, allein gewisse, gleich zu erwähnende Vererbungsthatsachen sprechen dafür, dass die specifische Vererbungssubstanz des einen oder andern der beiden Eltern in den Keimzellen des Kindes wieder enthalten sein kann, und dies setzt voraus, dass es wenigstens möglich, ja wohl auch die Regel ist, dass die Anordnung und Zusammensetzung der Idanten aus Iden von der elterlichen bis zur kindlichen Keimzelle sich gleich bleibt. Ich möchte also annehmen, dass mindestens auf dem Weg von Keimzelle zu Keimzelle die Ansicht van Beneden's und Boveri's im Allgemeinen die richtige wäre, welche annehmen, dass die „Chromosomen“ (Idanten)

---

nöthig, kurze Ausdrücke an Stelle der schwerfälligen „Ahnenplasmen“ und „Chromosomen“, oder der oft so wenig zutreffenden „Kernstäbchen“, „Kernschleifen“ u. s. w. zu setzen.

[1]) Siehe vorstehende Note.

sich im ruhenden Kern nur scheinbar auflösen, dass sie in Wirklichkeit aber erhalten bleiben. Ich denke mir, dass sie sich nach Ablauf des Ruhestadiums in der Regel wieder aus denselben Iden und meistens auch mit derselben Reihenfolge der Ide wieder zusammensetzen, die sie schon bei der vorgehenden Kerntheilung besessen hatten. Wir haben bisher schon so überraschend feine mechanische Einrichtungen in der Zelle kennen gelernt, dass es nicht für unmöglich gehalten werden darf, dass auch für die Aufrechthaltung der ursprünglichen Anordnung der Stäbchen-Elemente (d. h. der Ide) Vorsorge getroffen sein kann. Sollte hier eine directe Entscheidung durch die Beobachtung auch in Zukunft nicht möglich sein, so wird man doch auf demselben Umwege zu einiger Sicherheit gelangen können, welchen in diesen feinsten biologischen Fragen überhaupt die letzte Entscheidung zusteht, auf dem Umwege der Prüfung an den Vererbungsthatsachen. Für jetzt scheint mir eine solche Thatsache allein schon für die Continuität der Idanten den Ausschlag zu geben, ich meine, die nicht seltene Beobachtung, dass das Kind vorwiegend, ja fast ausschliesslich dem einen der Eltern allein in hohem Grade gleicht. Würden die Elemente der Chromatinstäbchen, d. h. die Ahnenplasmen in jedem Ruhestadium des Kerns regellos durcheinander gemengt, um später dann in beliebiger Zusammenordnung auf die Idanten vertheilt zu werden, dann könnten kaum jemals die zerstreuten Ide sich wieder zu den ursprünglichen mütterlichen oder väterlichen Idanten zusammenfinden. Das individuelle Gepräge des Kernstäbchens (Idanten) kann aber nur auf seiner Zusammensetzung aus bestimmten Iden beruhen. Trotzdem werden wir uns diese

Zusammensetzung nicht als etwas ein für allemal Unveränderliches denken dürfen. Der thatsächlich beobachtete stete Wechsel der Individualität im Laufe der Generationen, die Nimmer-Wiederkehr ein und dasselben Individunms erfordern, so scheint mir, die Annahme, dass auch die Anordnung der Ide innerhalb des Idanten gelegentlich verändert werden kann, wenn auch nicht bei jeder Reconstruction desselben, sondern nur dann und wann im Laufe der Generationen.

Ich brauche indessen auf die Begründung einer solchen langsamen, gewissermassen „säkularen" Veränderung der Idanten hier nicht näher einzutreten und wende mich jetzt zu der oben gestellten Frage nach dem Sinn und der Bedeutung der durch O. Hertwig für Ascaris sicher gestellten Thatsache, dass die von mir für Ei- und Samenzelle geforderte Reduction der Idioplasma-Elemente (Ide) eine zweimalige Kern- und Zelltheilung nothwendig macht, oder, was dasselbe ist, zur Erklärung der Thatsache, dass die Idantenzahl erst auf das Doppelte gebracht wird, ehe sie auf die Hälfte herabgesetzt werden kann. Da alle bekannten befruchtungsbedürftigen Eier zwei primäre Richtungskörper besitzen, so werden wir schliessen dürfen, dass auch die zweimalige Theilung der Samen-Mutterzellen von Ascaris megalocephala eine typische und allgemeine, keine untergeordnete und nebensächliche Bedeutung hat.

Wenn, wie oben gezeigt wurde, die Bedeutung der anfänglichen Vermehrung der Chromatinstäbchen auf das Doppelte nicht in dem Bedürfniss der wachsenden Ei- oder Samenzelle liegen kann, so muss sie anderswo gesucht werden. Sie liegt, so möchte ich annehmen, in dem Bestreben,

eine möglichst vielgestaltige Mischung der vom Vater und von der Mutter herstammenden Vererbungs-Einheiten herbeizuführen.[1])

Wenn die geschlechtliche Fortpflanznng den ersten Zweck hat, die Vererbungstendenzen zweier Individuen zu combiniren, und zwar nicht nur vorübergehend, nämlich blos in dem einen, aus der einzelnen Befruchtung hervorgehenden Individunm, sondern dauernd, d. h. auch in den Keimzellen dieses Individuums und damit in allen folgenden Generationen, so muss die mechanische Möglichkeit gegeben sein, dass eine Combination väterlicher und mütterlicher Idanten beieinander bleiben kann in den reifen Keimzellen des Individuums. Diese ist nun offenbar dann gegeben, wenn die Reductionstheilung keinen Unterschied macht zwischen mütterlichen und väterlichen Kernstäbchen, sondern die Halbirung der Stäbchenzahl so ausführt, dass beliebige Combinationen derselben gebildet werden können, dass also von vier Stäbchen a+b und c+d sowohl die Gruppen a+b, d. h. die väterlichen Stäbchen, und c+d, d. h. die mütterlichen Stäbchen in je eine fertige Keimzelle zu liegen kommen, als auch Combinationen a+c und b+d, oder a+d und b+c, d. h. also Combinationen von je einem väterlichen und je einem mütterlichen Element.

Nun leuchtet es ein, dass auf diese Weise nur sehr wenige Combinationen verschiedner Art möglich sind; in dem eben angenommenen Fall von vier Kernstäbchen nur sechs.

[1]) Histologen werden vielleicht einwerfen, dass die Verdopplung der Idanten einfach auf einer Verschiebung ihrer gewöhnlichen Längsspaltung in die Zeit vor der Spindelbildung beruhe. Dies wird auch richtig sein, ist aber nur eine Erklärung für das Zustandekommen, nicht für die Bedeutung der Verdopplung.

Wird nun aber vor der Halbirung der Stäbchenzahl jedes Stäbchen verdoppelt — wie es thatsächlich geschieht —, so ergibt sich daraus eine grössere Zahl möglicher Combinationen, nämlich deren zehn. Das heisst also, ein Individuum einer solchen Art kann zehn in Bezug auf die individuellen Vererbungstendenzen verschiedene Arten von Eiern oder Samenzellen hervorbringen. Bei der Befruchtung eines solchen Eies durch die Samenzelle eines andern Individuums würden dann zwei fremde Idanten hinzutreten. Jeder Elter producirte zehn verschiedne Arten von Keimzellen, es könnten also so viele individuell verschiedene Kinder aus der Verbindung eines Elternpaars hervorgehen, als Combinationen möglich sind zwischen den zehn Spermazellen-Arten des Vaters und den zehn Eizellen-Arten der Mutter, d. h. zehn Mal zehn = 100. Ich glaube also, dass die Längsspaltung der Idanten und die daraus resultirende Verdoppelung ihrer Zahl die Bedeutung hat, dass dadurch die Zahl der möglichen Combinationen der Idanten erhöht wird.

Ob die Erhöhung, wie sie dadurch möglich wird, schon genügt, um gewisse Vererbungserscheinungen zu erklären, könnte bezweifelt werden. Es ist — so viel man weiss — noch niemals vorgekommen, dass von den successive geborenen Kindern eines menschlichen Elternpaares jemals zwei identisch gewesen wären in dem Sinne, in welchem wir von identischen Zwillingen reden. Genau das gleiche Keimplasma scheint also niemals bei verschiedenen Befruchtungen der gleichen Eltern gebildet zu werden; nur in dem ausnahmsweisen Falle, dass das befruchtete Ei zweien Kindern den Ursprung gibt, wenn also das Keimplasma der beiden Kinder aus

derselben einen Eizelle und Samenzelle herrührt, entstehen identische Kinder. Nun können ja allerdings 100 verschiedene Keimplasma-Mischungen unter den angegebenen Bedingungen gebildet werden, und ein menschliches Elternpaar erzeugt kaum jemals mehr als dreissig Kinder; allein wenn deren auch nur zehn wären, so könnte sich doch eine von den hundert möglichen Combinationen zwei Mal wiederholen. Es könnte also bezweifelt werden von diesem Gesichtspunkte aus, ob die Einrichtung der Verdoppelung der Idanten in den Keim-Mutterzellen mit nachfolgender doppelter Reductionstheilung genügt, um die Thatsache zu erklären, dass identische Kinder nur als Zwillinge aus einem Ei vorkommen.

Dem ist nun zunächst entgegenzuhalten, dass die oben gemachte Annahme von nur vier Idanten für den Menschen jedenfalls nicht zutrifft, und dass wir andrerseits bei solchen Arten, die wie Ascaris megalocephala bivalens wirklich nur vier Idanten aufweisen, die Erscheinungen der Vererbung in Bezug auf die feinen individuellen Unterschiede nicht kennen. Es ist durchaus denkbar, dass viele befruchtete Eier eines Weibchens dieser Art wirklich genau dasselbe Keimplasma, d. h. genau dieselbe Combination von Iden enthalten — wir wissen darüber nichts. Leider kennen wir auch die typische Zahl der Idanten beim Menschen nicht; nur so viel lässt sich sagen, dass sie wahrscheinlich höher als vier ist. Nun muss aber die Zahl der möglichen Idanten-Combinationen mit der Zunahme der Idanten-Ziffer ungemein anwachsen. Schon gewisse Mollusken, wie Carinaria und Phyllirhoe, besitzen 32 Idanten, bei Crustaceen kommen noch erheblich höhere Zahlen vor. Bei acht Idanten erhält man ohne Verdopplung

siebenzig Combinationen, mit Verdopplung 266; bei 12 Idanten ohne Verdopplung 924, mit 8074 Combinationen; bei 16 Idanten ohne: 12,870, mit Verdopplung 258,570; bei 20 Idanten ohne Verdopplung 184,756 Combinationen, mit Verdopplung 8,533,660; bei 32 Idanten würde man mit Verdopplung etwa das 500fache an Combinationen erhalten wie ohne Verdopplung.[1])

Wenn man nun bedenkt, dass bei der Befruchtung von beiden Seiten her die gleiche Zahl von Idanten zusammentrifft und dass jede der elterlichen Idanten-Gruppen nur eine der zahlreichen Combinationen darstellt, welche bei der betreffenden Art möglich sind, so ergibt sich, dass die Zahl der Keimplasma-Variationen, welche ein Elternpaar möglicherweise zu liefern im Stande ist, eine ganz ungeheure sein muss, denn sie wird durch Multiplication der mütterlichen mit der väterlichen Combinationen-Zahl erhalten. Für 12 Idanten beträgt sie also schon 8074×8074. Obgleich nun auch bei einer noch so grossen Zahl von Combinationen die Möglichkeit nicht durchaus ausgeschlossen ist, dass dieselbe Combination sich zwei oder mehrere Male wiederhole und dass grade diese Keimzellen mit identischer Keimplasma-Mischung auch zur Entwicklung gelange, so ist doch die Wahrscheinlichkeit, dass dies geschehe, so ausserordentlich gering, dass sie praktisch gleich Null zu setzen sein wird, und dass wir uns nicht wundern dürfen, wenn noch niemals unter den successiven Kindern eines menschlichen Elternpaars identische beobachtet worden sind.

Mir scheint deshalb, dass die Verdopplung der Idanten

[1]) Ich verdanke diese Zahlen der Güte meines mathematischen Freundes, Professor Lüroth in Freiburg.

vor der Reductionstheilung den Sinn hat, *eine fast unendliche Zahl von verschiedenen Keimplasma-Mischungen zu ermöglichen* und dadurch die individuellen *Unterschiede in so vielen verschiedenen Combinationen der Naturzüchtung zur Verfügung zu stellen, als Individuen entstehen.*

Man könnte vielleicht einwerfen, dass dies auch ohne Verdoppelung der Stäbchen erreichbar gewesen wäre, dass zwar der Unterschied der Combinationen-Ziffer mit und ohne Verdoppelung der Stäbchen ein sehr beträchtlicher sei, dass aber voraussichtlich auch die Ziffer, wie sie die einfachen Stäbchen ergeben, genügt hätte, da ja in Wirklichkeit nie so viele Nachkommen sich entwickeln, als Combinationen möglich sind. Acht Idanten ergeben ohne Verdopplung 70 Combinationen; diese multiplicirt mit den 70 Combinationen des andern Elters geben 4900 Combinationen von Keimplasma des befruchteten Eies, also die Möglichkeit von ebenso vielen nicht-identischen Kindern *eines* Elternpaars. Man könnte meinen, dsss dies für alle Fälle genügen müsste, denn wenn auch von vielen Thieren ausserordentlich viel mehr Keimzellen hervorgebracht werden, 100,000 ja über eine Million Eier — nicht zu gedenken der kleinen Samenfäden so kommt doch nur ein kleiner Procentsatz derselben zur, Entwicklung, und von diesen wiederum gelangen nur die allerwenigsten zur Reife und zur Fortpflanzung. Es genügt also — so könnte man meinen —, wenn nur wenigstens ein paar tausend Combinationen von Keimplasma mehr vorkommen, als Individuen schliesslich zur Reife gelangen.

Dagegen lässt sich aber Vieles erwidern. Wenn wir auch nicht durch Rechnung feststellen können, wie viele In-

dividuen verschiedener Charaktermischung Naturzüchtung nöthig hat, um die Artentwicklung zu leiten, so können wir doch kaum übersehen, dass eine möglichst grosse Auswahl allein es sichern kann, dass immer die bestmöglichen Anpassungen aller Theile und Organe zu Stande kommen. Grade darin, dass ein so gewaltiger Ueberschuss an Individuen von jeder Generation hervorgebracht wird, liegt ja allein die Möglichkeit so intensiver Selectionsvorgänge, wie sie fortwährend stattfinden müssen, wenn die Anpassungen aller Theile Erklärung finden sollen. Wenn aber von den Tausenden von Keimen, welche in früheren oder späteren Stadien im Kampfe ums Dasein unterliegen, immer je hundert die gleiche Mischung individueller Charaktere enthielten, dann *würden diese hundert der Naturzüchtung gegenüber nicht mehr gelten, als ein einziges.* Nur dadurch, dass ein jeder befruchtete Keim oder das daraus hervorgehende Individuum vom andern etwas verschieden ist in Bezug auf die Combination von Charakteren, wird eine so allseitige und so intensive Anpassung überhaupt erst möglich werden. Es kommt also in der That darauf an, dass so viele Keimplasma-Combinationen der Naturzüchtung dargeboten werden, als nur immer möglich.

Dabei ist auch zu berücksichtigen, dass die hohen Ziffern für die Zahl der möglichen Combinationen, wie sie die mathematische Berechnung liefert, in Wirklichkeit bei Weitem nicht erreicht werden dürften. Denn erstens mussten wir für die Berechnung eine völlig schrankenlose Combinationsfähigkeit der Stäbchen annehmen, diese ist aber weder erwiesen noch wahrscheinlich. Vielmehr wird man vermuthen dürfen, dass gewisse Combinationen leichter eintreten und

deshalb häufiger vorkommen werden, als andere. Dann aber ist nicht zu vergessen, dass in dem Keimplasma *identische* Ahnenplasmen (Ide) und *ganze identische Idanten*

Fig. III.

Schema des Verhaltens der Idanten in den verschiedenen Stadien der Keimzellen-Entwicklung bei Ascaris univalens. Die Reihe *A* zeigt das wirkliche Verhalten derselben, bei welchem das Endresultat Halbirung der Id-Ziffer von *I* ist; die Reihe *B* zeigt, dass bei Annahme einer zweireihigen Anordnung der Ide in den Idanten von *I* Viertelung der Ide das End-Resultat sein müsste. Jede Gruppe der Figur zeigt die Idanten *einer* Zelle des betreffenden Stadiums.

vorkommen werden. Nicht in jedem, vielleicht in keinem Individuum einer Art werden *lauter* differente Ide enthalten sein, denn in zahlreichen Fällen werden die beiden Eltern eines Individuums in irgend einem Grade blutsverwandt sein, folglich die gleichen oder doch ähnlich zusammengesetzte Idanten enthalten. Obgleich wir durch directe Beobachtung

4

nichts über diesen Punkt erfahren können, so lässt es sich doch beweisen, dass unter den Idanten eines Kernes identische vorkommen können. Grade die Thatsache der Verdoppelung der Stäbchen vor den Reductionstheilungen beweist dies schon, was sich übrigens auch aus andern Verhältnissen mit gleicher Sicherheit erschliessen lässt. Die beiden Idanten, welche durch Längsspaltung in den Keim-Mutterzellen aus einem entstehen, müssen aus derselben Ahnenplasmen-Combination bestehen. Wäre es nicht so, und enthielte jedes der beiden Tochterstäbchen andere Ide, so würde durch diese Längsspaltung nothwendig schon die Zahl der Ide des einzelnen Idanten auf die Hälfte vermindert werden. Dies kann aber nicht sein, weil sonst die beiden nun folgenden Reductionstheilungen die Gesammtzahl der Ide in jeder Keimzelle auf ein Viertel herabsetzen würden. Bei Ascaris univalens sind zwei Idanten die Norm; sie werden durch Längsspaltung auf vier vermehrt, und in jede fertige Samen- oder Eizelle, die aus den zwei nachfolgenden Reductionstheilungen hervorgeht, kommt einer von diesen vier Idanten zu liegen. Folglich muss dieser die Hälfte sämmtlicher in den zwei Idanten der Ur-Keimzellen enthaltenen Ide in sich enthalten, also ebenso viele als der Mutter-Idant enthielt, aus dem er durch Längsspaltung hervorging. Auf vorstehender schematischen Figur bedeuten die kleinen Buchstaben *a*, *b*, *c* u. s. w. die Ide, welche die Idanten zusammensetzen. Die Ziffern *I—IV* stellen die vier Stadien der Urkeimzelle, der Mutterzelle erster und zweiter Ordnung und der Keimzelle vor, vertreten durch ihre Idanten. Die Reihe *A* zeigt die acht Ide, welche jeden der beiden Idanten einer Urkeimzelle bilden mögen, in einreihiger

Anordnung, die Reihe *B* in zweireihiger. In Reihe *A* entstehen durch Spaltung der Idanten von Stadium *I* die vier Idanten 1, 1 und 2, 2 des Stadiums *II*, d. h. je zwei identische Idanten, in Reihe *B* entstehen durch Spaltung von 1 und 2 des Stadiums *I* vier differente Idanten 1, 2, 3, 4 des Stadiums *II*, von denen jeder nur vier Ide enthält. In Folge dessen vermindern die beiden nun folgenden Reductionstheilungen die Gesammtzahl der Ide einer Zelle zuerst von 16 auf 8, und dann von 8 auf 4, d. h. auf ein Viertel der Normalzahl der Ide, während in Reihe *A* die von der Theorie geforderte Halbirung der Ide-Zahl von 16 (Stadium *I*) auf 8 (Stadium *IV*) auch wirklich eintritt.

Es darf also als sicher betrachtet werden, dass dieselben Ahnenplasmen mehrfach in dem Keimplasma einer Keimzelle enthalten sein, ja dass ganze identische Stäbchen nebeneinander vorkommen können. Auch durch die Befruchtung werden, wie schon erwähnt, nicht selten identische Stäbchen von beiden elterlichen Seiten her zusammentreffen müssen, und zwar um so häufiger, je mehr Inzucht im weitesten Sinne stattgefunden hat, d. h. je begrenzter die Zahl der auf einem bestimmten Wohngebiet vorhandnen und sich kreuzenden Individuen war, und je geringer die Zahl der Gründer der betreffenden Art. Wenn wir diese Verhältnisse berücksichtigen, so werden wir begreifen, warum die Natur eine scheinbar weit über das Bedürfniss hinausgehende Menge von Keimplasma-Veränderungen bei den Keimzellen ein und desselben Individuums vorgesehen hat. Es ist ähnlich wie mit der scheinbaren Verschwendung, welche sie treibt, wenn sie beim Spulwurm oder beim Stör Millionen von Keimzellen von jedem Individuum der Art hervorbringen

lässt. Wir wissen heute, dass sie es thun muss, weil nur dadurch gesichert werden konnte, dass durchschnittlich wenigstens einer oder zwei dieser Keime zu voller Entfaltung gelangen und so den Bestand der Art erhalten.

Andere Typen der Keimzellen-Reifung.

Ich muss hier nachholen, dass schon vor O. Hertwig durch Platner ganz ähnliche Angaben über die zweimalige Reductionstheilung der Samen-Mutterzellen der Schmetterlinge und Schnecken gemacht, die anfängliche Verdoppelung der Idanten (Chromosomen) und ihre endliche Herabsetzung auf die Hälfte beobachtet worden war, und dass auch die Untersuchungen Flemming's über die Samenbildung von Salamandra eine anfängliche Vermehrung der Kernfäden auf das Doppelte der Normalzahl nachweisen, überhaupt Verhältnisse erkennen lassen, welche, wie auch Hertwig hervorhebt, sich wohl in das Schema der Reductionstheilungen von Ascaris einfügen lassen. Platner hat auch bereits die Homologie zwischen Samen- und Eibildung, zwischen den beiden Theilungen der Samen-Mutterzellen und den beiden „Richtungstheilungen" des Eies erkannt. Da also bei einem Wurm, bei Insekten und bei einem Wirbelthier dieselben Homologien zwischen Samen- und Eibildung sich gezeigt hatten, und da ausserdem eine zweimalige Richtungstheilung bei allen Metazoen durch das Auftreten zweier primärer Richtungskörper sicher gestellt war, so durfte man wohl erwarten, dass hier ein Vorgang von allgemeiner Bedeutung vorliege, der sich bei der Bildung der Geschlechtszellen

mindestens doch aller Metazoen im Wesentlichen in derselben Weise wiederfinde.

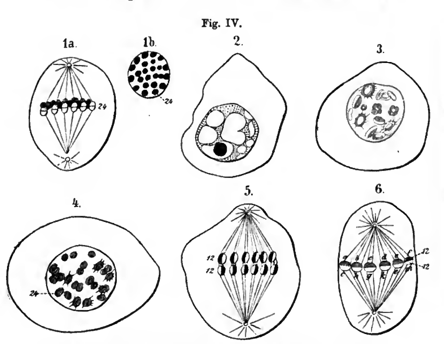
Um so überraschender musste es erscheinen, als Henking bei der Ei- und Samenbildung eines Insektes, Pyrrhocoris apterus, beide Vorgänge nach einem wesentlich andern Schema vor sich gehend darstellte. Die Beobachtungen dieses Forschers sind offenbar genau und zuverlässig, und wenn auch ihre Auslegung, wie sie der Verfasser gibt, zuträfe, so wäre es unmöglich, den Reifungs-Vorgängen bei diesem Insekt und den übrigen bisher studirten Thieren denselben Sinn unterzulegen. Ich glaube aber, dass Henking's Deutung des Beobachteten in einem Punkte irrt, und dass die scheinbar so tiefen Verschiedenheiten in den Vorgängen sich ausgleichen lassen, ja dass grade sie geeignet sind, das Wesentliche des Prozesses klarer hervortreten zu lassen.

Der Unterschied zwischen der Samenbildung von Pyrrhocoris und der von Ascaris beruht darauf, dass bei Pyrrhocoris vor der ersten Theilung der Samenmutterzellen keine Verdoppelung der Idanten statthat; dennoch erfolgt diese erste Theilung in ähnlicher Weise wie bei Ascaris, d. h. so, dass durch sie die vorhandene Zahl von Idanten, hier 24, halbirt wird, indem 12 in den einen und 12 in den andern Tochterkern übergehen. Jede der beiden Tochterzellen vollzieht dann die zweite Theilung scheinbar in der gewöhnlichen Weise, indem jede der 12 Idanten sich längs spaltet, und sodann je eine Hälfte in jeden Enkelkern übergeführt wird. Diese Enkelzellen sind dann auch hier die Samenzellen, und das Endresultat des Vorgangs ist somit das gleiche wie überall: die reife Geschlechtszelle enthält nur die halbe

Zahl der bei der betreffenden Art vorkommenden Normalziffer von Idanten.

Henking deutet nun die von ihm in ähnlicher Weise

Fig. IV.



Samenbildung von Pyrrhocoris, frei nach Henking. 1. Ursamenzelle mit Theilungsspindel, a. Seitenansicht, b. Polansicht der Aequatorialplatte. 2. Samenmutterzelle. 3. Samenmutterzelle in Vorbereitung zu den Reductionstheilungen. 4. Ebensolche nach Theilung der Chromatinringe in 24 Doppel-Idanten. 5. Erste Reductionstheilung. 6. Zweite Reductionstheilung.

auch bei der Eibildung beobachteten Vorgänge folgendermassen: die erste Theilung der Mutterzellen ist die von mir postulirte Reductionstheilung, denn sie allein setzt bereits

die Normalzahl der Idanten auf die Hälfte herab; die zweite Theilung ist das, was ich „Aequationstheilung“ genannt habe, d. h. eine Kerntheilung, bei welcher sämmtliche Iden in beide Tochterkerne übergehen, indem die Spaltung des Idanten auf einer Verdoppelung jeden Ids durch Theilung beruht.

Wenn sich dies so verhielte, dann würde die oben gegebene Erklärung der Verdoppelung der Idanten in den Mutterzellen von Ascaris hinfällig werden, und ich bezweifle, dass eine andere Erklärung von irgend welcher Wahrscheinlichkeit dafür gegeben werden könnte. Henking sucht den Widersprnch der beiderseitigen Beobachtungen dadurch zu versöhnen, dass er die Verdopplung der Stäbchen bei Ascaris überhaupt bezweifelt. Ich habe mich indessen an den Präparaten eines meiner Schüler, Herrn Arnold Spuler's, überzeugt, dass diese Verdopplung nicht in Abrede gestellt werden kann. Dazu kommt noch, dass doch grade sie erst uns das Verständniss eröffnet für die zweimalige Theilung der Mutterzellen. Weshalb denn überall diese zweimalige Theilung, deren wir doch eben wegen der überall nachgewiesenen Zweizahl der Richtungskörper des Eies vollkommen sicher sind? Wenn man blos die Spermatogenese ins Auge fasst, könnte man vielleicht geneigt sein, sich mit der Antwort zufrieden zn geben, dass eben die Zahl der Samenzellen vierfach so gross sein soll, als die der Mutterzellen. Allein — wie oben schon angedeutet wurde — eine blosse Vermehrnng der Samenzellen hätte ebenso wohl und in jeglichem Grade durch weitere Theilungen der Ursamenzellen erreicht werden können, nnd wenn wir bedenken, dass anch die Ei-Mutterzelle diese zweimalige Theilung durch-

macht, bei welchen drei der Tochterzellen als Richtungskörper einfach zu Grunde gehen, so leuchtet ein, dass eine tiefere Nothwendigkeit hier obwaltet. Sollte Jemand aber daran zweifeln, und etwa mit Lameere und Boveri immer noch meinen, die Richtungskörperbildung sei eine blosse phyletische Reminiscenz, so sei er daran erinnert, dass rudimentäre Organe und Vorgänge immer variiren und dass es gradezu undenkbar wäre, dass bei allen Metazoen mit geschlechtlicher Fortpflanzung diese beiden obsoleten Kerntheilungen sich erhalten haben sollten, um sofort auf eine herabzusinken, sobald regelmässige Parthenogenese eintritt.

Die zweimalige Theilung muss also einen Sinn haben, und zwar denselben bei der Samen- und der Eibildung.

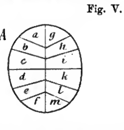
Ich glaube nun, dass diese Bedeutung die oben skizzirte ist, und dass sich die Henking'schen Beobachtungen ohne Schwierigkeit dem bei den übrigen Arten beobachteten Schema der Geschlechtszellen-Bildung einreiben lassen. Henking nennt die erste Theilung der Mutterzellen eine Reduktionstheilung, die zweite eine Aequationstheilung und glaubt dabei diese Ausdrücke in meinem Sinne zu gebrauchen. Das ist aber doch nicht ganz der Fall. Unter Reduktionstheilung verstehe ich eine jede Kerntheilung, durch welche die Zahl der Ide, welche im ruhenden Kern vorhanden war, für die Tochterkerne auf die Hälfte herabgesetzt wird; unter Aequationstheilung eine solche, durch welche jedem Tochterkern die volle Id-Ziffer des ruhenden Kerns der Mutterzelle zugeführt wird. Im letzeren Fall wird zugleich jeder Tochterkern dieselben Ide erhalten, im ersteren würde dies nur in dem Falle eintreten müssen, wenn der Mutterkern lauter

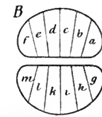
identische Ide enthielt. Ich habe niemals behauptet, dass diese beiden entgegengesetzten Theilungsarten auch äusserlich stets erkennbar und unterscheidbar sein müssten; auch habe ich die „Chromosomen“ der Autoren nicht als meine „Ahnenplasmen“ bezeichnet. Nur unter dieser Voraussetzung aber würde eine Reducirung der Id-Ziffer auf die Hälfte — d. h. eine Reductionstheilung in meinem Sinne — stets als eine Verminderung der Chromosomen auftreten müssen. Die Schemata für Reductions- und Aequationstheilung, wie ich sie 1887 aufstellte, sind allerdings in dieser Weise gedacht, dass erstere zugleich eine Halbirung der Idantenzahl mit sich führt, letztere nicht, allein ich fügte ausdrücklich hinzu, dass „damit keineswegs gesagt sein solle, dass eine Reductionstheilung nicht auch in anderer Form denkbar sei“. Wohl erschien es mir damals als ob eine Kerntheilung, welche mit Längsspaltung der zur Aequatorialplatte der Spindel geordneten Idanten verbunden ist, kaum anders denn als Aequationstheilung aufgefasst werden könne, allein auch dazu fügte ich ein „soweit ich sehe“ beschränkend hinzu. Nur wenn man eine lineare und einreihige Anordnung der Ide im Idanten annimmt, bedingt die Längsspaltung des Stäbchens eine Aequationstheilung; ob diese Anordnung aber überall vorhanden ist, kann fraglich erscheinen, und ich möchte sie für die zweite Theilung der Mutterzellen von Pyrrhocoris nicht annehmen, vielmehr glauben, dass die Ide hier zweireihig nebeneinander stehen und dass der Idant eigentlich ein Doppel-Idant ist. Dann würde diese Theilung eine neue Art von Reductionstheilung sein. Fig. V soll einen solchen Doppel-Idanten, wie ich sie in der zweiten Reductionsspindel annehmen möchte, dar-

stellen. Die Buchstaben *a b c . . . . m* bedeuten die Ide, die Linie *x . . . . x* die Spaltungsebene. Man sieht dass, bei einer solchen Zusammensetzung die Spaltung des Idanten eine Verminderung der Id-Ziffer auf die Hälfte für jeden Tochterkern bedeuten muss.

Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht nicht nur die Unmöglichkeit, die allgemeine Existenz einer zweiten Theilung zu begreifen, wenn es sich nicht dabei um eine wesentliche Veränderung der Kernsubstanz handelte, sondern auch die Bilder, welche Henking von dem Vorgang gibt, wie sich sogleich zeigen wird.

Fig. V.





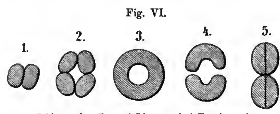
A Einer der Doppel-Idanten aus der Aequatorialplatte der ersten Reductionsspindel. *B* Ein solcher, nach seiner Spaltung in der Aequatorialplatte der zweiten Reductionsspindel. Vergleiche: Fig. IV, 5 u. 6.

Die Aequatorialplatte der ersten Richtungsspindel setzt sich aus zwei Mal zwölf in zwei Kränzen angeordneten Idanten zusammen (Fig. IV, 5); zwölf gehen nach dem einen, zwölf nach dem andern Pol; das ist die erste Reduction (Fig. 5). Nun ist aber deutlich zu sehen, dass jede dieser Idanten von Anfang an doppelt ist, dass er aus zwei Hälften besteht, die in der ersten Reductionsspindel (Fig. 5) nebeneinander liegen. In der zweiten (Fig. 6) drehen sie sich und liegen dann übereinander, und zwischen ihnen er-

folgt die Spaltung in die für je einen Tochterkern bestimmten Hälften. Wenn nun diese beiden so früh schon vorgebildeten Hälften die gleichen Ide enthielten, dann hätten wir freilich hier eine Aequationstheilung, allein es scheint mir nichts für diese Annahme, Manches aber für die entgegengesetzte zu sprechen.

Fragen wir nach dem Ursprung jener Doppel-Idanten der ersten Reductions-Aequatorialplatte, so differenziren sich aus dem ruhenden Kern der Mutterzelle (Fig. IV, 2) gefärbte

Fig. VI.



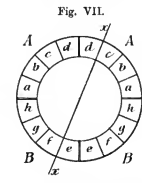
Bildung der Doppel-Idanten bei Pyrrhocoris.

Stränge und Kugeln von Chromatin, die sich zu der sehr auffallenden Figur von Kränzen verbinden (Fig. 3). Es scheinen zwölf solcher Kränze gebildet zu werden, wenn sie anch nie alle gleichzeitig zu sehen sind, sondern stets einer oder der andere noch nicht fertig ausgebildet oder schon wieder zerlegt ist. Denn jeder derselben theilt sich in zwei gleiche Hälften, die sich dann knglig zusammenziehen nnd die 24 kugligen Idanten der Aequatorialplatte der ersten Reductionsspindel liefern (Fig. IV, 4 nnd 5). Wir haben nun wohl alle Ursache, einen Vorgang von so bestimmtem Charakter nicht für bedeutnngslos zu halten. Direct von der Beobachtnng ablesen können wir freilich die Bedeutung dieser Kranzbildung nicht; wenn wir aber mit der leitenden

Idee der Zusammensetzung des Idioplasmas aus Iden an die Frage herantreten, so lässt sich dem Vorgang ein Sinn recht wohl unterlegen.

Während des Ruhestadiums sind die Ide im Kern zerstreut, sie sammeln sich nachher wieder — wie ich annehme — nahezu in derselben Ordnung, die sie vorher hatten, zu Idanten, wachsen aber dabei heran und verdoppeln sich, ohne sich aber schon von einander zu trennen (Fig. VI, 1). Je zwei dieser Doppel-Idanten verbinden sich nun miteinander zum Kranz (Fig. II, 2 und 3), und dieser theilt sich später an irgend einer Stelle in zwei gleiche Hälften (4), so dass aus jedem Kranze wieder zwei neue Doppel-Idanten hervorgehen (5), die nun aber von den ursprünglich den Kranz bildenden verschieden sein können. Denn wie Figur VII zeigt, können dann je nach der Lage der Theilungsebne *xx* verschiedene Combinationen von Iden die Kranzhälften zusammensetzen.

Fig. VII.



Ein Kranz, der aus den vier Idanten *A*, *A*, *B*, *B* sich gebildet hat und der nun durch die verschiebbare Spaltungsebne *x* . . . *x* in zwei Doppel-Idanten getheilt werden wird. Die kleinen Buchstaben bedeuten die Ide, deren hier nur vier für jeden Idanten angenommen sind.

So gelangen also nach dieser Hypothese in die Aequatorialplatte der ersten Reductionsspindel 24 in zwei Reihen übereinander liegende Doppel-Idanten (Fig. 9), deren

Trennung in einfache Idanten die zweite Reductionstheilung übernimmt (Fig. 9).

Bereits seit einigen Jahren hatte ich mir im Stillen die Umgruppirung der Ide zu Idanten, wie ich sie in der Reductionstheilung enthalten glaube, durch das Bild eines Kranzes von Iden veranschaulicht, durch welches eine verschiebbare Theilungsebene gelegt wurde. Was ich rein schematisch ausgedacht hatte, das scheint hier von der Natur wirklich ausgeführt zu sein.

Die Kranzbildung des Idioplasmas bei der Reductionstheilung der Keimzellen ist nun nicht blos auf Pyrrhocoris beschränkt, vielmehr hat Flemming schon vor längerer Zeit eine ganz ähnliche ringförmige Bildung bei Salamandra beschrieben, und mein Assistent, Herr Dr. Häcker, hat neuerdings bei gewissen Copepoden die Bildung von Idioplasma-Kränzen in den Ei-Mutterzellen beobachtet, deren Entwicklungsgeschichte zwar auch nicht völlig mit der der Kränze von Pyrrhocoris zusammenfällt, aber doch wohl auch demselben Hauptzweck dient: der Neugruppirung der Ide.

Einwürfe.

Gegen meine Deutung der Reifungs-Vorgänge bei Ascaris kann der Einwurf erhoben werden, dass dieselbe zwar wohl für die Varietät bivalens und für alle anderen Thiere mit vier oder mehr Idanten passe, nicht aber für solche mit zwei Idanten und darum eben gar nicht für Ascaris univalens. Denn wo in der Mutterzelle nur zwei Idanten enthalten sind, bekomme die fertige Keimzelle nur einen, und es sei deshalb ganz gleichgültig, ob den beiden Reductionstheilun-

gen eine Verdoppelung der Idanten vorhergehe oder nicht. Diese Verdoppelung und die daraus resultirende Nothwendigkeit zweimaliger Theilung werde also durch meine Auslegung nicht erklärt.

Das ist für diese eine Variation von Ascaris megalocephala vollkommen richtig; es fragt sich aber, ob man deshalb allein schon den ganzen Erklärungsversuch für hinfällig erklären darf.

Zunächst ist bekannt, dass noch bei keinem anderen lebenden Wesen eine so geringe Idantenzahl gefunden worden ist, wie bei dieser Varietät von Ascaris megalocephala. Selbst die Zahl vier findet sich selten, und schon bei den nächsten Verwandten von dieser Ascaris-Art, z. B. bei Ascaris lumbricoides, finden sich zwölf Idanten, bei andern Nematoden nach Carnoy 8 bis 16, bei Sagitta nach Boveri 18, ebenso bei Echinus, bei einer Meduse (Tiara) 28 und bei drei verschiedenen Mollusken-Gattungen 32 Idanten. Ascaris m. univalens bildet also geradezu einen Ausnahmefall und dürfte vielleicht sogar von diesem Gesichtspunkt aus aufgefasst werden, zumal die Varietät bivalens mit vier Idanten die häufigere zu sein scheint. Wir wissen ja nichts über die Vererbungserscheinungen des Pferde-Spulwurms und können nicht beurtheilen, ob die Kinder der Variation bivalens nicht vielleicht wirklich verschiedenartiger sind, als die der Variation univalens. Jedenfalls dürfte bivalens die Stammform sein.

Es hat sich mir beim Studium der letzten O. Hertwig-schen Arbeit aber auch der Gedanke aufgedrängt, ob nicht bei Ascaris univalens die Neu-Combinirung der Ide noch in einer andern Weise ermöglicht werde, als blos durch die

verschiedene Zusammenstellung der Idanten, und ich will diesen Gedanken hier mittheilen, damit seine Berechtigung an den Thatsachen geprüft werden kann. Mir selbst ist das Material dazu nicht zugänglich gewesen, da die Varietät univalens hier im Südwesten Deutschlands nicht vorzukommen scheint.

In den Mutter-Samenzellen von Ascaris univalens bilden sich aus dem im Kernnetz vertheilten Chromatin des Ruhezustandes vier lange, dünne Fäden, die sich derart zusammenlagern, dass sie sich in einem Punkte kreuzen und dort durch eine Kittmasse („Linin") verbunden werden. Sie bilden so eine „ophiurenartige" Figur, indem die Kreuzungsstelle die Körperscheibe des Seesterns, die beiden Hälften jeden Fadens zwei Arme desselben darstellen. Nach O. Hertwig verkürzt sich dann nach und nach jeder der vier Fäden, bis er zuletzt nur noch einen kurzen, dicken Zapfen darstellt. Diese vier Zapfen ordnen sich dann zu zwei Paaren an, mit ihren Grundflächen dicht aufeinander stehend, wenn die erste Reductionsspindel sich bildet, und je ein Paar rückt schliesslich in je einen Tochterkern.

Natürlich hat O. Hertwig diese Vorgänge nicht direct verfolgen können, sondern er hat sie durch Combinirung vieler beobachteter Stadien erschlossen. Ich möchte eine etwas andere Deutung der von ihm gegebenen Bilder versuchen, indem ich frage, ob nicht etwa die vier Fäden, welche die Ophiurenform darstellen, nicht blos durch einfache Verkürzung sich zu den Zapfen umgestalten, sondern zugleich durch *eine Verlöthung je zweier Fadenhälften*, dergestalt, dass je zwei Arme der Ophiure sich aneinander legen und miteinander verwachsen. Manche Einzelheiten

sprechen für diese Vermuthung. Zunächst hat doch wohl die verkittende „Lininmasse“ im Kreuzungspunkt der Fäden irgend eine Bedeutung. Lässt man die Stäbchen nur durch Verkürzung der langen Fäden entstehen, so hat sie keinen Sinn, den sie sofort erhält, sobald man sich denkt, dass es hier auf eine Verkoppelnng der Fadenhälften ankommt. Sollen die Fadenhälften — die Arme der Ophiure — durch das Spiel des achromatischen Fadennetzes hin und her bewegt und zu einander geführt werden, so bedürfen sie eines centralen Stützpunktes, eben der Körperscheibe der Ophiure. Gegen die Annahme einer so starken Verkürzung der Fäden, wie sie nöthig wäre, um aus einem ganzen Faden ein so kurzes und dickes Stäbchen zu machen, lässt sich zwar a priori nichts Entscheidendes sagen, da starke Verkürzung von Kernfäden auch sonst vorkommt, aber Hertwig selbst hat offenbar dieser Annahme zuerst etwas widerstrebt, da er zwar zur Stütze derselben an „die beträchtliche Verkürzung“ erinnert, „welche von den Samenzellen von Salamandra die Fäden erfahren, wenn sie aus dem Knäuelstadium sich zur Aequatorialplatte anordnen“, aber hinzufügt: „So bedeutend wie an dem vorliegenden Object wird freilich die Verkürzung sonst nirgends ausfallen.“

Auch die zweispitzige Gestalt der Stäbchen deutet auf eine Zusammensetzung aus zwei der Länge nach aneinander gelöthete Fäden, und endlich auch die Lage dieser Zapfen, die mit ihren Grundflächen aufeinander stehen, gewissermassen „dos à dos“, lässt sich besser verstehen, wenn benachbarte Arme der Ophiure miteinander verlöthet wurden, als wenn man annimmt, dass jeder der langen primären Chromatinfäden sich zum Zapfen verkürzt habe.

Man würde in letzterem Falle doch erwarten müssen, dass der Zapfen mitten in der Lininmasse der Ophiurenscheibe liege, was nach den Hertwig'schen Bildern nicht der Fall ist.

Nun wird man freilich mit Recht fragen, wo denn die Beobachtungen sind, welche das Verwachsen je zweier Fadenhälften erkennen lassen. Ein so feiner Beobachter wie O. Hertwig könne diese Stadien doch kaum ganz übersehen haben, wenn sie überhaupt vorkämen. Das gestehe ich gern zu, allein auf Tafel I findet sich eine ganze Reihe von Bildern, auf welchen je zwei Arme der Ophiurenfigur einander genähert, ja selbst mehr oder weniger miteinander verlöthet sind. Vielleicht dürften die Figg. 27, 28 u. 29 in diesem Sinne aufzufassen sein, und wir würden dann daraus entnehmen können, dass die Fäden erst zu verschmelzen beginnen, wenn sie sich schon beträchtlich verkürzt haben, und ferner, dass die Verlöthung an der Kreuzungsstelle beginnt und gegen die Spitze hin vorschreitet, so dass zuletzt nur noch die zwei Spitzen frei bleiben. Mit Sicherheit lässt sich aber natürlich nur nach den Präparaten urtheilen, und O. Hertwig wird selbst am besten im Stande sein, an der Fülle seiner Schnittpräparate zu entscheiden, ob meine oder seine bisherige Deutung die richtige ist.

Sollte sich meine Vermuthung bestätigen, dann würde sich auch für eine so geringe Zahl von Idanten, wie sie bei univalens vorhanden ist, eine höhere Combinationsziffer ergeben, indem die Hälften der Stäbchen die Zahl der combinirbaren Einheiten verdoppelten.

Sehr einfach würde sich für alle Arten, Ascaris m. uni-

valens mit eingeschlossen, die Neu-Combinirung des Keimplasmas erklären, wenn man annehmen dürfte, dass die Idanten sich nach jedem Ruhezustand des Kerns aus regellos zerstreuten Iden neu zusammenfügten. Allein dem steht die oben schon geltend gemachte Thatsache der einseitigen Vererbung entgegen.

Es versteht sich übrigens wohl von selbst, dass ich nicht entfernt beanspruche, in der Deutung des Einzelnen überall das Richtige getroffen zu haben. Erst wenn an der Hand meiner Deutungs-Versuche die Vorgänge von Neuem geprüft und neue Thatsachen aufgefunden sein werden, wird man Schritt für Schritt grössere Sicherheit gewinnen. Besonders von der vergleichenden Untersuchung der entsprechenden Vorgänge bei vielen verschiedenen Thiergruppen möchte ich weiteren Fortschritt erwarten. Für jetzt aber darf man wohl zufrieden sein, wenn wenigstens der Sinn und die Bedeutung der beiden Kerntheilungen im Grossen und Ganzen richtig erkannt ist.

Ob dies der Fall ist, wird die Zukunft lehren. Einstweilen spricht wohl dafür, dass es unter der Leitung dieses Gedankens gelingt, die scheinbar unvereinbaren Vorgänge bei Ascaris und Pyrrhocoris unter einem Gesichtspunkt zu vereinigen. Die beiden Theilungen der Keim-Mutterzellen bedeuten danach eine Periode der Reduction und des Umbaues des Idioplasmas. Handelte es sich blos um die Reduction, d. h. eine Verminderung der Id-Ziffer auf die Hälfte, so würde eine einzige Theilung genügt haben; die zweite wurde dadurch nöthig, dass zugleich eine möglichst grosse Mannichfaltigkeit des Keimplasmas erreicht werden sollte. Bei der Verfolgung dieser beiden Ziele wird

nicht immer genau der gleiche Weg eingehalten, sondern die Natur schlägt etwas verschiedene Wege ein, die aber immer in den Hauptstationen der beiden Kerntheilungen zusammentreffen. Zwei dieser Wege haben wir einerseits durch O. Hertwig, andrerseits durch Henking kennen gelernt; vielleicht enthalten die Beobachtungen Flemming's über die Samenbildung von Salamandra einen dritten, die von Häcker einen vierten, die aber alle in dem Endziel zusammenlaufen werden.

II.

Vererbung bei parthenogenetischer Fortpflanzung.

Die Reifungsvorgänge im parthenogenetischen Ei und ihre Deutung.

Nachdem einmal erkannt war, dass die specifische Entwicklung eines Eies zum ausgebildeten Individuum in erster Linie von der Kernsubstanz abhängt, insofern diese es ist, welche dem vorher gewissermassen noch indifferenten Zellkörper bestimmte Differenzirungen aufzwingt und dem Gesammt-Gebilde der Eizelle bestimmte Vermehrungs- und Differenzirungsweisen mittheilt, so lag es nahe, auch der Quantität der Kernsubstanz eine Bedeutung dabei zuzuschreiben und sich vorzustellen, dass eine gewisse Menge von Kernsubstanz dazu gehöre, damit die Embryogenese einer Eizelle beginnen könne. Ich habe deshalb schon vor geraumer Zeit die Fähigkeit mancher Eizellen, sich ohne Befruchtung zu entwickeln, darin gesucht, dass sie die doppelte Menge von Keimplasma enthalten möchten wie befruchtungsbedürftige Eier, oder dass sie solche durch Wachsthumsprozesse erzeugen könnten, in Uebereinstimmung hierin mit Strasburger, der denselben Gedanken aussprach. Als es

dann später gelang, den Nachweis zu führen, dass auch parthenogenetische Eier Richtungskörper bilden, aber nur einen statt zwei, so schloss ich daraus, wie oben schon erwähnt, dass nur die zweite Richtungskörper-Bildung die von der Theorie geforderte Halbirung der Id-Zahl bedeute, denn man konnte nicht annehmen, dass eine solche Halbirung bei Parthenogenese vorkomme. Die den beiden Ei-Arten gemeinsame erste Kernsubstanz-Halbirung fasste ich als die Entfernung einer für beide Ei-Arten nicht mehr brauchbaren Kernsubstanz auf, das Ausbleiben der zweiten Kerntheilung beim parthenogenetischen Ei aber als das Mittel, dem Ei die zur Durchführung der Embryogenese nöthige Menge von Keimplasma zu erhalten.

Wie oben schon gesagt wurde, fällt an dieser meiner damaligen Deutung der Richtungstheilungen die Auslegung der ersten Theilung als einer Ausstossung eines specifischen ovogenen Kernplasmas. Die Thatsachen der Spermatogenese, wie wir sie neuerdings durch O. Hertwig kennen gelernt haben, widerlegen dieselbe, indem sie zeigen, dass das Kern-Idioplasma aller Richtungskörper Keimplasma sein muss, so gut als das im Ei zurückbleibende Kernplasma. Die Richtungstheilungen des Eies entsprechen genau den beiden Reductionstheilungen der Samen-Mutterzellen, wie ein Blick auf die Figuren I und II lehrt. Durch sie entstehen aus der Samen-Mutterzelle vier Samenzellen, von denen jede die halbe Idanten-Zahl der Art enthält (auf der Abbildung zwei). Durch die zwei Richtungstheilungen der Ei-Mutterzelle entsteht das Ei (1) und die drei Richtungskörper (2, 3 und 4), von denen jeder ebenfalls zwei Indanten enthält. Da es bei den vier Samenzellen nicht zweifelhalft sein kann,

dass ihr Idioplasma Keimplasma ist, so wird es auch bei den drei Richtungskörpern so angenommen werden müssen.

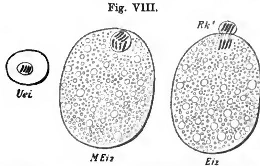
Wenn nun also bei regelmässig parthenogenetischen Eiern stets ein Richtungskörper gebildet wird, so könnte es scheinen, als bleibe zur Erklärung desselben jetzt nur noch die Deutung als einer blossen phyletischen Reminiscenz übrig. Es fragt sich indessen, ob dies zutrifft, und um dies, soweit als heute möglich, klar zu legen, habe ich dieser Schrift den vorliegenden Abschnitt über Parthenogenese hinzugefügt.

Ohne Zweifel lehrt uns die Spermatogenese, dass die zwei „Reductionstheilungen" ursprünglich auch bei den weiblichen Keimzellen die nächste Aufgabe hatten, aus jeder Mutterkeimzelle vier definitive Keimzellen hervorgehen zu lassen. Allein gerade die Spermatogenese lehrt uns auch, dass damit zugleich ein Reductionsprozess der Idanten sehr eigenthümlicher Art verbunden ist. Die Normalzahl der Idanten wird dadurch in den fertigen Samenzellen auf die Hälfte herabgesetzt, und dieses Ziel wird auf dem Umweg erreicht, dass diese Normalzahl zuerst auf das Doppelte vermehrt wird und darauf durch zwei successive Theilungen auf die Hälfte vermindert.

Wenn wir nun sehen, dass bei normaler Parthenogenese die eine der beiden Reductionstheilungen wegfällt, die andere aber bestehen bleibt, so werden wir die bestehen bleibende schon deshalb nicht als eine bedeutungslose Reminiscenz eines in phyletischer Vorzeit bedeutungsvollen Vorgangs auffassen dürfen, weil dieselbe bei allen regelmässig parthenogenetischen Eiern vorkommt, welche bisher darauf untersucht werden konnten. Allerdings sind dies nur achtzehn

Arten, aber Arten aus verschiedenen Gruppen des Thierreichs: acht Daphniden, ein Branchiopode, zwei Ostracoden, drei Räderthiere und vier Insekten. Bei allen dasselbe eine Richtungskörperchen und also, so müssen wir schliessen, bei allen dieselbe scheinbar nutzlose Verdopplung der Idanten mit nachfolgender Herabsetzung auf die Hälfte, wie es das beistehende Schema der Figur VIII zeigt, bei welchem der leichteren

Fig. VIII.



Schema der Reifung des parthenogenetischen Eies.

Vergleichung mit den Figuren I und II halber ebenfalls nur vier Idanten als Normalzahl angenommen sind. Einer solchen Regelmässigkeit gegenüber lohnt es sich doch wohl, zu überlegen, ob diese seltsame Einrichtung nicht dennoch einen Sinn und eine Bedeutung haben könnte.

Im ersten Abschnitt wurde zu zeigen versucht, dass die Bedeutung der beiden „Reductionstheilungen" bei männlichen und weiblichen Keimzellen eine doppelte sei: erstens die Verminderung der Ide auf die Hälfte und zweitens die Zusammenstellung der Idanten zu neuen Combinationen. Das erste Ziel wäre auch mit einer einzigen Kerntheilung zu erreichen gewesen, das zweite dagegen nur sehr unvollkom-

men, weil eine Neumischung der Idanten dann am ausgiebigsten vor sich gehen kann, wenn vorher eine Verdoppelung derselben stattgefunden hat; eine Verdoppelung der Idanten-Zahl macht aber zwei Reductionstheilungen nöthig, falls die Normalzahl derselben auf die Hälfte herabgesetzt werden soll.

Dass nun bei regelmässig parthenogenetischen Eiern eine Herabsetzung der Normalzahl der Idanten nicht stattfindet, lässt sich schon daraus schliessen, dass in den parthenogenetischen Eiern von Artemia salina eine grosse Zahl von Idanten vorkommt, nämlich 24 oder 26. Fände bei jeder Eireifung eine Herabsetzung der ursprünglichen Normalziffer der Art auf die Hälfte statt, so müsste sich die Zahl der Idanten von einer Generation zur andern auf die Hälfte verringern, und wir würden heute nur noch einen Idanten bei Artemia vorfinden können. Entweder also ist diese eine Richtungstheilung überhaupt keine Reductionstheilung, oder es geht ihr eine Verdoppelung der Idantenzahl voraus, wie bei den befruchtungsbedürftigen Eiern.

Wäre das Letztere der Fall, so hätten wir also hier eine einfache Beibehaltung der ersten Richtungstheilung der befruchtungsbedürftigen Eier.

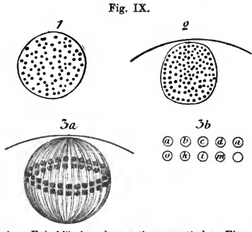
Leider gab mir die directe Beobachtung bis jetzt darüber noch keinen ganz sichern Aufschluss. Herr Dr. Otto vom Rath hatte die Freundlichkeit, zahlreiche meiner alten Schnittpräparate[1]) von parthenogenetischen Eiern von Artemia salina daraufhin durchzusehen und mir die entscheidenden

[1]) Vergleiche: Weismann u. Ischikawa, „Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper“, Zoologische Jahrbücher Bd. III, p. 575; 1888.

Bilder vorzulegen. Aus den früheren Untersuchungen desselben Materials wusste ich schon, dass das Keimbläschen, wenn es an die Oberfläche steigt, eine grosse Zahl ziemlich gleichmässig vertheilter Chromatin-Körnchen enthält. Es zeigte sich jetzt, dass diese Körnchen nicht etwa schon die definitiven Chromosome oder Idanten sind; sie sind kleiner und viel zahlreicher (Fig. IX, 1). In einem Keimbläschen zählte ich deren 115, in einem, welches schon zur Spindel sich umwandelte, zählte ich deren 115, die alle in der Aequatorialebne lagen (Fig. IX, 2), in einem zweiten nur 77, einem dritten 70 und in einem vierten nur 57. In der Aequatorialplatte der fertigen Richtungsspindel aber liegen zu einem Doppelkranz geordnet stets 48—52 kuglige Idanten (Fig. IX, 3a). Diese Letzteren müssen also durch Verschmelzung mehrerer der primären Chromatinkörnchen entstehen, und die grosse Verschiedenheit in der Zahl der Letzteren muss darauf beruhen, dass in dem einen der untersuchten Keimbläschen dieser Verschmelzungsprozess schon weiter vorgerückt war, als in dem andern. Von den 48—52 Idanten der Aequatorialplatte rücken 24—28 nach dem einen und ebenso viele nach dem andern Pol. Wenn das Charakteristische der Reductionstheilung in einer Verminderung der Ide besteht, dann würde diese Richtungstheilung nur in dem Fall als eine Reductionstheilung mit Sicherheit anzusprechen sein, wenn alle 48—52 Idanten sich direct aus den primären Chromatinkörnern gebildet hätten; sie würde aber eine Aequationstheilung sein können, wenn zuerst nur ein Kranz von 24 bis 26 Idanten die Aequatorialplatte bildete und sodann eine Verdoppelung und Theilung der Idanten einträte. In letzterem Falle würden die beiden übereinander liegenden Idanten

identische, d. h. aus den gleichen Iden zusammengesetzte sein, es würden also die gleichen Idanten jedem der beiden Tochterkerne zugeführt werden. Anders, wenn die beiden übereinander liegenden Idanten selbstständig sich aus verschiedenen freien Iden (Chromatinkörnern) gebildet haben. In diesem Falle wird die idioplasmatische Zusammensetzung der beiden Tochterkerne eine verschiedene werden müssen.

Fig. IX.



Artemia. Keimbläschen des parthenogenetischen Eies vor und während der Richtungstheilung; halbschematisch, nach eignen Präparaten.

1. Zahlreiche Chromatinkörner durch die ganze Dicke des Keimbläschens zerstreut.

2. Zahlreiche Chromatinkörner (115) in der Aequatorialebne allein versammelt.

3a. Dieselben zu einem Doppelkranz von 52 Idanten geordnet in der Richtungsspindel.

3b. Ein Stück des Doppelkranzes mit Bezeichnung der Idanten.

Da wir den Chromatinkörnchen nicht ansehen können, ob sie aus gleichem oder verschiedenem Idioplasma bestehen,

so lässt die directe Beobachtung zunächst nichts Sicheres darüber aussagen, ob hier eine Aequations- oder eine Reductionstheilung vorliegt. Vielleicht gelingt es später auf einem andern Wege dennoch, eine directe Entscheidung darüber herbeizuführen, und Untersuchungen in dieser Richtung sind bereits eingeleitet; für jetzt aber muss man sich mit Wahrscheinlichkeitsgründen behelfen. Da dürfte denn zunächst geltend zu machen sein, dass die erste Theilung bei befruchtungsbedürftigen Eiern überall eine Reductionstheilung ist. Da Artemia heute noch in manchen ihrer Colonien sich geschlechtlich fortpflanzt, so darf es wohl als wahrscheinlich angesehen werden, dass sie in den parthenogenetischen Colonien, in welchen ihre Eier die zweite Richtungstheilung aufgegeben, die erste aber beibehalten haben, diese erste auch in ihrer ursprünglichen Form, d. h. als Reductionstheilung erhalten geblieben sei.

Dafür spricht dann noch ferner der Umstand, dass es Herrn Dr. *vom Rath* niemals gelang, in der Aequatorialplatte der Richtungsspindel von Artemia *einfache* Idanten zu beobachten; sie waren stets doppelt, zwei grosse runde Körner *übereinander* (Fig. IX, 3). Wenn man nun weiter erwägt, dass im Beginn der Umbildung des Keimbläschens zur Spindel die Chromatinkörnchen durch das ganze Keimbläschen zerstreut liegen (Fig. IX, 1), dass sie dann, indem sie zugleich mehrfach miteinander verschmelzen, sich in die Aequatorialebene der Spindel in *einfacher* Lage einordnen, nicht als blosser Kranz von Körnchen, sondern als eine ovale, von den Chromatinkörnern gebildete Scheibe (Fig. IX, 2), und dass sie dann erst zum Doppelkranz geordnet auftreten (Fig. IX, 3), so darf man wohl schliessen, dass je zwei Idanten

dieses Doppelkranzes nicht wie bei der gewöhnlichen Aequationstheilung durch Verdoppelung und Theilung je eines Idanten gebildet wurden, sondern dadurch, dass sich die unabhängig von einander entstandenen Idanten der ovalen Aequatorialebne nachträglich zum Doppelkranz übereinander gelagert haben. Dann hätten wir also eine echte Reductionstheilnng.

Somit ist es wohl berechtigt, als das Wahrscheinlichste anzunehmen, dass hier eine Reductionstheilung vorliegt, und zwar eine solche mit vorhergehender Verdoppelung der Idanten.

Verhält sich dies so, so wird es nicht zweifelhaft sein können, dass die Wirkung dieser Einrichtung hier dieselbe sein muss, wie die des gleichen Vorgangs beim befruchtungsbedürftigen Ei. Diese aber besteht, wie im ersten Abschnitt zu zeigen versucht wurde, in einer Neu-Combinirung der Idanten. Wir werden also zu der Ansicht geführt, dass auch im parthenogenetischen Ei eine Veränderung in der Znsammensetzung des Keimplasmas von Generation zu Generation stattfinden kann.

Gehen wir von dem Punkt der phyletischen Entwicklnng aus, an welchem Parthenogenese znerst ansetzte, so bestand also damals schon jeder Idant der Urcizellen aus einer Reihe differenter Ide. Diese wurden nun zum ersten Male nicht auf die halbe Gesammtzahl herabgesetzt durch die beiden Richtungstheilungen, sondern ihre Zahl wurde in dem fertigen Ei wieder dieselbe, die sie in der Ureizelle gewesen war, nachdem sie vorher in der Mutter-Eizelle auf das Doppelte angewachsen, dann aber durch die erste Richtungstheilung wieder auf die Hälfte herabgesetzt worden war (Fig. VIII).

Bei dieser Herabsetzung nun konnte die Neu-Combinirung eintreten, ja sie mussste eintreten, wenn man nicht annehmen will, dass die durch die vorhergehende Verdoppelung entstandenen gleichen Idanten sich stets genau auf beide Tochterkerne vertheilen. Dies würde durch eine Aequationstheilung des Kerns geschehen. Grade dadurch, dass bei ihr die Verdoppelung und Theilung der Idanten erst eintritt, wenn dieselben schon zur Aequatorialplatte geordnet sind, wird diese Wirkung erzielt und gesichert; sobald aber, wie dies hier der Fall ist, die Verdoppelung schon vorher erfolgt, werden die beiden Theilhälften eines Idanten wohl gelegentlich ebenfalls sich auf beide Tochterkerne vertheilen können, aber sie werden ebenso wohl auch beide in ein und denselben Tochterkern gelangen können. Auf dieser Freiheit der Vertheilung der vorhandenen Idanten beruht ihre Neu-Combinirung bei der Reductionstheilung, und der Unterschied zwischen einer gewöhnlichen Kerntheilung und der hier betrachteten Reductionstheilung beruht im Wesentlichen darauf, dass bei Letzterer eine zeitliche Verschiebung der Verdoppelung der Idanten stattgefunden hat.'

Wenn also heute eine Artemia-Art, die sich bisher nur zweigeschlechtlich fortgepflanzt hatte, zur Parthenogenese überginge, so würden trotz der von nun an ausbleibenden Vermischung der Idanten des Eies mit solchen einer Samenzelle dennoch die Nachkommen eines Weibchens nicht lauter „identische Zwillinge“ zu sein brauchen. Bei zwanzig differenten Idanten würden, wenn auch nicht 377 Millionen, wie die Rechnung ergibt, so doch eine so grosse Zahl verschiedener Combinationen der in den Ureiern vorhandenen Idanten vorkommen können, dass nur selten zwei Eier dieser Mutter

identisch sein würden. Unter den möglichen Combinationen würde sich auch diejenige befinden, welche in den somatischen und den Ureizellen der Mutter vorhanden war, nämlich je ein Idant von jeder Art, und ein solches Ei müsste, falls es zur Entwickelung gelangt, ein mit der Mutter „identisches" Individuum liefern, d. h. ein solches, welches der Mutter gleich wäre mit Ausnahme der durch verschiedenartige äussere Einflüsse etwa gesetzten Ablenkungen der ererbten Entwicklungsrichtung.

Wir brauchen nun keineswegs anzunehmen, dass alle Combinationen gleiche Wahrscheinlichkeit haben; wenn nur überhaupt irgend ein Grad von Veränderlichkeit in der Zusammensetzung des Keimplasmas möglich ist, so ergeben sich daraus merkwürdige Consequenzen. Zunächst muss bei fortgesetzter reiner Parthenogenese die Zahl der im Idioplasma enthaltenen differenten Idanten immer mehr abnehmen. Sollte sie nicht abnehmen, so dürfte niemals eine neue Combination eintreten, sondern stets die der ersten parthenogenetischen Mutter beibehalten werden, bei zwanzig Idanten also die Combination aller dieser zwanzig Idanten *a* — *u*. Würde statt dieser Combination sich eine andere bilden, also z. B. *a, a, b, c, d . . . . u*, so müsste einer der Idanten doppelt vorkommen, z. B. *a*, folglich — da die Zahl der Idanten dieselbe bleibt — würde einer der übrigen fehlen müssen, z. B. *f*. Die Folge würde sein, dass in sämmtlichen Descendenten der betreffenden Tochter der Idant *f* nicht mehr vorkäme. Wenn sich nun auch die Ausschaltung eines der Idanten der Stammmutter *A* nicht in jeder Generation wiederholte, sondern nur in je zehn Generationen, so würde doch in hundert Generationen die Zahl

der differenten Idanten von zwanzig auf zehn gesunken sein, und die übrigen zehn wären mit einem der zehn ersten identisch. Das Keimplasma würde sich also dann aus den Idanten *aa, bb, cc, dd, ee, ff, gg, hh, ii, kk* zusammensetzen. Im Laufe von weiteren Generationsfolgen aber würde sich die Zahl der differenten Stäbchen noch mehr vermindern können, wenn auch in immer langsamerem Tempo.

Wir werden also erwarten müssen, dass bei fortgesetzter, nicht von zweigeschlechtlicher Fortpflanzung unterbrochener Parthenogenese zuletzt eine grosse Einförmigkeit des Keimplasmas und in Folge dessen auch der Individuen eintreten werde. Man kann daran nicht zweifeln, wenn man bedenkt, dass jede Vereinfachung des Keimplasmas, wenn sie einmal eingetreten ist, nicht wieder rückgängig gemacht werden kann, da ja eben die Befruchtung, d. h. die Zufuhr fremder Idanten ausgeschlossen ist. Sobald also die Reductionstheilung auch nur einen der zwanzig mütterlichen Idanten doppelt in den Furchungskern des Eies führt, muss ein anderer der im mütterlichen Keimplasma enthaltenen Idanten nicht nur für die aus dem Ei sich entwickelnde Tochter, sondern auch für alle ihre Nachkommen jeglichen Grades unwiederbringlich verloren sein. Nun ist aber unter den zahlreichen möglichen Idanten-Combinationen nur eine einzige, welche keine Verminderung der Zahl differenter Idanten herbeiführt, nämlich die oben erwähnte Combination *a, b, c, d . . . . u,* also die genaue Wiederholung der mütterlichen Combination. Das Eintreten einer Verminderung der differenten Idanten ist also sehr viel wahrscheinlicher, als das Gleichbleiben ihrer Anzahl, und diese Wahrscheinlichkeit wird sich in jeder folgenden Generation wiederholen, so lange, bis nur

noch zwei Arten von Idanten im Keimplasma vorhanden sind. Sobald dieser Punkt erreicht ist, dreht sich die Sache um, denn nun wird die Wahrscheinlichkeit, dass durch die Reductionstheilung blos Idanten *a* oder blos solche *b* dem Eikern zugetheilt werden, weit geringer als die, dass neben *a*- auch noch *b*-Idanten vorkommen werden.

Dies leuchtet sofort ein, wenn man ein bestimmtes Beispiel sich vor Augen hält. Setzen wir der Einfachheit halber statt der bisher angenommenen zwanzig Idanten nur zehn, welche bereits auf nur zwei differente Arten *a* und *b* reducirt sind, so verdoppeln sich diese in den Mutter-Eizellen auf zwanzig, zehn *a* und zehn *b*. Es sind dann folgende Combinationen möglich für den durch die Reductionstheilung gebildeten Keimkern[1]) des Eies:

$10a$; $9a + 1b$; $8a + 2b$; $7a + 3b$; $6a + 4b$; $5a + 5b$; $4a + 6b$; $3a + 7b$; $2a + 8b$; $a + 9b$; $10b$.

Das heisst also, dass unter den elf möglichen Combinationen nur zwei sich befinden, welche blos die eine Idantenart enthalten; alle anderen enthalten beide. Bei der Normalzahl von zwanzig Idanten würden 2 unter 41 Combinationen blos *a* oder blos *b* enthalten, bei der Normalzahl von vierzig Idanten zwei unter 81.

Das heisst natürlich nicht, dass die Verminderung bis auf eine Idantenart unwahrscheinlich sei, sondern nur, dass

[1]) Nach dem Vorgang von Strasburger gebrauche ich das Wort „Keimkern" für das bisher gebräuchliche „Furchungskern", also allgemein für den Kern des reifen Eies, von welchem die Embryonal-Entwicklung ausgeht, mag derselbe parthenogenetisch oder amphigon entstanden sein.

sie zunächst noch bedeutend in der Minorität bleiben, d. h. bei nur sehr wenigen unter zahlreichen Eiern derselben Mutter vorkommen wird. Dies wird sich in den folgenden Generationen ändern müssen, denn nur bei einer der elf aufgeführten Combinationen sind *a* und *b* in gleicher Anzahl vorhanden, und nur die Nachkommen dieses Keimplasmas werden meistens ein aus *a* und *b* gemischtes Keimplasma erhalten, bei allen anderen der elf Combinationen überwiegt entweder *a* oder *b*, und je nach der Stärke dieses Ueberwiegens ergibt sich die Wahrscheinlichkeit einer grösseren oder geringeren Zahl von Eiern, die nur *a* oder nur *b* enthalten. Man wird also sagen dürfen, dass bei fortgesetzter Parthenogenese das Keimplasma immer einfacher wird in Bezug auf seine Zusammensetzung aus Iden, bis es nur noch aus zwei Idanten-Arten besteht, dass aber diese Zusammensetzung aus zwei Idanten-Arten sich dann lange Zeiträume hindurch halten kann, hin und her schwankend zwischen einer wechselnden Majorität bald der einen, bald der andern Art. Unter den Eiern eines solchen Weibchens können aber immer einzelne vorkommen, deren Keimplasma nur noch den einen von beiden Idanten enthält.

Beobachtungen über Vererbung bei Parthenogenese.

Als ich seiner Zeit den Gedanken entwickelte, die geschlechtliche Fortpflanzung habe in letzter Instanz die Bedeutung, den Betrag an individueller Variabilität zu sichern, welcher für die phyletische Entwicklung der Organismenwelt durch Selectionsprozesse nöthig ist, zog ich daraus den Schluss, dass Parthenogenese, wenn sie unaus-

gesetzt die einzige Fortpflanzungsart wird, die Anpassung einer Art an neue Lebensbedingungen ausschliessen müsste.[1]) Wenn — so folgerte ich — die stets von Neuem wiederholte Vermischung zweier Individualitäten erforderlich ist, damit Selectionsprozesse die nöthige Auswahl von Combinationen individueller Eigenschaften vorfinden, dann wird diese Auswahl nicht in dem erforderlichem Grad vorhanden sein, wenn parthenogenetische Vermehrung dieselben Combinationen durch lange Generationsfolgen auf immer zahlreichere Individuen überträgt; es wird eine Masse „identischer" Individuen entstehen müssen, d. h. Individuen, die genau denselben Grundstock vererbbarer Anlagen in sich enthalten, die sich also höchstens durch „passante" Eigenschaften unterscheiden können, d. h. durch solche, welche die Folge der Einwirkung verschiedenartiger äusserer Einflüsse auf den in Bildung begriffenen oder schon ausgebildeten Körper sind. Ich drückte dies damals dahin aus, dass rein parthenogenetische Arten „auf den Aussterbe-Etat gesetzt" seien, „nicht in dem Sinne, dass sie unter den jetzt herrschenden Lebensbedingungen aussterben müssten, wohl aber in dem, dass sie unfähig seien, sich neuen Lebensbedingungen anzupassen, sich in neue Arten umzuwandeln". Ich zog diese Consequenz in aller Schärfe, obwohl ich mir damals schon dachte, dass sie vielleicht gemildert werden müsste, denn ich erwog damals schon die Möglichkeit, ob nicht die Folgen der bei den Vorfahren stattgefundenen geschlechtlichen Fortpflanzung sich in den späteren rein parthenogenetischen Generationen noch geltend machen können. Ob aber eine

[1]) „Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung", Jena 1886, p. 58.

blosse Umordnung der Ide innerhalb der Idanten genügen würde, um eine andere Combination individueller Eigenschaften hervorzurufen, musste wohl sehr zweifelhaft erscheinen, und doch wäre dies die einzige Veränderung des Keimplasmas gewesen, welche nach dem damaligen Stand unseres Wissens hätte angenommen werden können, denn eine Reductionstheilung liess sich damals für parthenogenetische Eier nicht annehmen, weil wir noch nicht wussten, dass die Zahl der Idanten sich verdoppelt, ehe die erste Richtungstheilung eintritt, und weil eine Halbirung der Idanten-Zahl ohne eine solche vorgängige Vermehrung derselben auf das Doppelte nothwendig ihre Zahl in wenigen Generationen auf eins herabgemindert hätte. Jetzt stehen die Dinge anders, jetzt lässt sich der Satz aufstellen, dass auch bei Parthenogenese die Combination der Idanten in den verschiedenen Keimzellen ein und derselben Mutter eine wechselnde sein kann. Man wird deshalb auch parthenogenetischen Arten einen gewissen Grad von Veränderungsfähigkeit zusprechen dürfen, wenn auch einen erheblich geringeren, als zweigeschlechtlich sich fortpflanzenden.

Schon im Jahr 1884 begann ich eine Reihe von Versuchen, die über die Variabilität rein parthenogenetischer Arten Aufschluss geben sollte. Dieselben werden heute noch fortgesetzt, und ich hoffe, später einmal ausführlicher über sie berichten zu können. Ich wählte dazu einen Muschelkrebs, der sich durch auffallende und leicht controlirbare Zeichnung der Schale auszeichnet. Es standen mir von der betreffenden Art, Cypris reptans, zwei im Freien aufgefundene recht verschieden gezeichnete Varietäten zu Gebote. Die Art ist hier rein parthenogenetisch; ich habe wenigstens noch

niemals ein Männchen und ebenso wenig jemals ein Weibchen mit gefülltem Recuptaculum aufgefunden. Besonders das Letztere sichert die völlige Abwesenheit von Männchen, da man in Colonien einer Cypris-Art, welche Männchen enthalten, stets die Samen-Behälter sämmtlicher reifen Weibchen mit Samen gefüllt findet.[1]) Wenn also auch der Zufall mir unter den vielen Hunderten von Individuen, die ich auf ihr Geschlecht prüfte, stets nur die Weibchen in die Hand gespielt hätte, so hätte mir doch der Samen in ihren Receptaculis die Anwesenheit von Männchen anzeigen müssen, falls solche vorhanden gewesen wären. Allein das Receptaculum war ausnahmslos leer, zu welcher Jahreszeit, unter welchen äussern Existenzbedingungen der Colonie ich auch untersuchte.

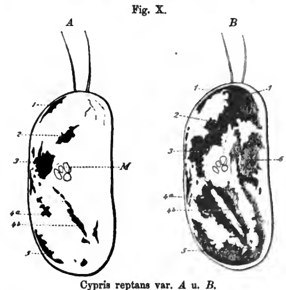
Meine beiden Abarten unterscheiden sich dadurch, (Fig. X), dass die Varietät A heller gefärbt ist, indem sie auf der lehmgelben Grundfarbe ihrer Schale nur einige dunkelgrüne Flecke von geringer Ausdehnung besitzt, während die Varietät B dadurch dunkelgrün erscheint, dass bei ihr dieselben Flecken bedeutend grösser sind und nur wenig von der lehmgelben Grundfarbe der Schale frei lassen. Die Flecke sind nach Zahl und Stellung bei beiden Arten genau dieselben und der Unterschied in der Zeichnung ist lediglich ein quantitativer, allerdings aber ein beträchtlicher, so dass man mit blossem Auge schon, und auf den ersten Blick erkennt, ob man die helle oder die dunkle Abart vor sich hat.

Ich stellte die Versuche in der Weise an, dass ich ein Thier in einem kleinen Glasaquarium isolirte und es sich

[1]) Vergleiche darüber meine früheren Angaben in „Parthenogenese bei Ostracoden", Zool. Anzeiger Bd. III, p. 81. 1880.

so lange vermehren liess, bis das ganze Gefäss voll von erwachsenen und selbst wieder eierlegenden Nachkommen war. Dann wurde die Colonie gemustert, der grösste Theil derselben getödtet und aufbewahrt, ein oder mehrere Thiere aber zur Nachzucht ausgewählt, um in neu hergerichteten

Fig. X.



Cypris reptans var. *A* u. *B*.

Aquarien jedes für sich wieder angesiedelt zu werden. Auf diese Weise sind mir im Laufe dieser sieben Jahre viele Tausende von Individuen durch die Hände gegangen, denn die Thiere vermehren sich sehr rasch und zwar während des ganzen Jahres.

Das erste und auffallendste Resultat war das einer *ungemein grossen Aehnlichkeit der Nachkommen einer Mutter sowohl unter sich als mit der Mutter.*

Völlig identische Individuen habe ich zwar nicht statuiren können, wenn es auch oft zuerst den Anschein hatte, als lägen solche vor; kleine Unterschiede fanden sich immer vor, soweit meine Untersuchung reichte, aber die Unterschiede waren häufig so gering, dass man zweifelhaft sein muss, ob sie auf verschiedner Anlage, oder nur auf verschiedner Ernährung u. s. w. beruhen, die ja niemals bei zwei Individuen, nicht einmal bei identischen Zwillingen des Menschen völlig gleich sein können. Auch im Laufe zahlreicher Generationen trat in der Regel keine Veränderung ein, wenn ich von den gleich zu erwähnenden Ausnahmen absehe. Ich besitze heute noch Colonien von *A* und solche von *B*, welche von ihren beiden Vorfahren *A* und *B* aus dem Jahre 1884 nicht zu unterscheiden sind, d. h. welche genau den Zeichnungs-Typus dieser Stammthiere beibehalten haben. Wenn man sechs Generationen für das Jahr rechnet, was bei Züchtung im Zimmer nicht zu viel sein wird, so würden sich etwa vierzig Generationen seit 1884 gefolgt sein.

Zuerst versuchte ich künstliche Züchtung der beiden Formen; ich wählte die dunkelsten Individuen einer Colonie der Abart *A* zur Nachzucht aus und die hellsten einer Colonie von *B*, in der Absicht, dadurch vielleicht im Laufe der Generationen die Abart *A* in die Abart *B* und umgekehrt überzuführen. Aber ich erhielt keine entscheidenden Resultate, vielleicht weil ich nicht richtig zur Nachzucht auswählte, denn bei der grossen Aehnlichkeit der Thiere ist es schwer und oft kaum möglich, zu sagen, welches Individuum grössere Flecken besitzt, vielleicht auch, weil ich passante Unterschiede für ererbte nahm, was natürlich nicht zu vermeiden ist.

Um so mehr war ich überrascht, als ich im Jahr 1887

in einem Aquarium der hellen Abart *A* neben typischen Individuen dieser lehmgelben Form auch solche der dunkelgrünen Abart *B* fand. Ich dachte zuerst an eine Verunreinigung des Aquariums, so wenig auch die Möglichkeit einer solchen vorlag, da natürlich bei allen diesen Versuchen stets mit grösster Vorsicht verfahren wurde. Aber trotz der peinlichsten Sorgfalt in dieser Beziehung, die jede Möglichkeit einer Verschleppung von Eiern ausschloss, kam nach einiger Zeit noch ein ebensolcher Fall in einem andern Aquarium der Abart *A* vor und nach längerer Zeit abermals einer. Es gelang nun auch in dem betreffenden Aquarium Zwischenformen zwischen beiden Abarten aufzufinden, die in den ersten beobachteten Fällen vermisst worden waren. Auch im Mai dieses Jahres (1891) ist wieder ein solcher Fall beobachtet worden, bei welchem festgestellt werden konnte, dass nur ein einziges Thier unter 540 erwachsenen Cypris der hellen Abart ganz plötzlich und unvermittelt in die scharf ausgesprochene dunkle Abart übergesprungen war. Fünf Nachkommen derselben glichen der Mutter genau.

Lange Zeit harrte ich vergebens darauf, dass die umgekehrte Umwandlung einmal vorkommen möchte, ich meine, dass in einer Colonie der dunkeln Abart helle Individuen der Form *A* aufgetreten wären, und ich neigte mich schon zu der Ansicht hin, dass die dunkle Abart *B* die Stammform beider sei, als mir im Winter 1890 auf 91 eine Colonie von *B* vorkam, in welcher neben typischen Individuen der Abart *B*, die seit mehreren Jahren darin gezüchtet worden war, auch eine geringere Zahl typischer Individuen der Abart *A* sich vorfand. Die Colonie stammte von e i n e m dunkeln Individuum ab, welches im Laufe von sieben Jahren viele Hunderte

von Nachkommen hervorgebracht hatte, alle von der typischen dunkeln Abart.

Man möchte vielleicht an den verändernden Einfluss äusserer Bedingungen denken, um diese Abweichungen zu erklären, allein diese sind hier dadurch völlig ausgeschlossen, dass stets beide Formen nebeneinander in demselben kleinen Aquarium, also genau unter denselben äussern Bedingungen auftraten. Innere Ursachen, d. h. Veränderungen in der Zusammensetzung des Keimplasmas dürfen allein zur Erklärung dieser auffälligen Erscheinungen herangezogen werden. Die Erklärnng ist aber vom Standpunkt der Idanten-Theorie nicht schwer zu geben, ja diese Beobachtungen scheinen mir fast ein Beweis für die oben dargelegte Ansicht zu sein, dass auch bei Parthenogenese eine Reductionstheilung und damit also auch eine Neu-Combinirung der Idanten stattfindet.

Die Thatsache, dass sowohl die Form *A* in *B* übergehen kann, als auch umgekehrt *B* in *A*, lässt schliessen, dass beide Typen zn einer Zeit entstanden sind, als sie sich noch nicht ausschliesslich durch Parthenogenese fortpflanzten; andernfalls könnten nicht die Ide *a* im Keimplasma von Thieren des Typus *B*, und umgekehrt nicht die Ide *b* im Keimplasma von Thieren des Typus *A* enthalten sein. Nur durch die in einer wohl nicht weit zurückgelegenen Zeit noch stattfindende geschlechtliche Fortpflanzung kann das Nebeneinander beider Id-Arten seine Erklärung finden.

Nehmen wir die Verhältnisse möglichst einfach an. Es seien nur vier Idanten im Keimplasma; davon seien drei gänzlich aus Iden des Typus *A*, eins ganz aus Iden des Typus *B* zusammengesetzt. Die vier Idanten der Urkeimzellen, *a a a b* verdoppeln sich in den Mutterkeimzellen durch Längs-

spaltung und ergeben also die acht Stäbchen *a a a a a a b b*. Setzen wir nun den für den Rückschlag in die Abart *B* günstigsten Fall, so werden wir diesen in einem Ei sehen müssen, bei welchem die Reductionstheilung so erfolgt, dass die Stäbchen-Combination *a a a a* in die Richtungszelle zu liegen kommt, während die Combination *a a b b* den Keimkern des Eies bildet. Die Tochter, welche aus diesem Ei hervorgeht, enthält in ihren Urkeimzellen wieder die Combination *a a b b*, in ihren Mutterkeimzellen die verdoppelten Stäbchen *a a a a b b b b*, und nun liegt schon die Möglichkeit einer Reductionstheilung vor, welche die vier Idanten *b* zusammen in den Keimkern einer Eizelle führt; aus einem Ei mit dem Keimplasma *b b b b* muss aber unzweifelhaft ein Individuum der Abart *B* hervorgehen.

In dem angenommenen, jedenfalls viel zu einfachen Fall könnte also der Rückschlag auf die andere Abart schon in der dritten Generation eintreten, sobald aber, wie es in Wirklichkeit meistens der Fall sein wird, die Idantenzahl eine grössere ist und der Bruchtheil der Variation *b* ein viel kleinerer, wird das alleinige Vorherrschen von Idanten *b* viel langsamer eintreten und überhaupt viel seltener, da es vom Zufall abhängt, ob grade Combinationen von mehreren Idanten *b* vorkommen, und ob die Individuen, welche sich aus solchen Eiern entwickeln, und die natürlich viel seltener sein müssen, als solche mit weit überwiegender Mehrzahl von Idanten *a*, nicht zufällig früher zu Grunde gehen, ehe sie sich fortpflanzen. Und auch dann ist noch keine Sicherheit gegeben, dass unter den von dieser Mutter hervorgebrachten Eiern auch solche mit einer noch gesteigerten Anhäufung von *b*-Stäbchen vorkommen u. s. w.

Diese theoretischen Vorstellungen stimmen gut mit den Resultaten der Züchtung. Die Abart *A* kann zwar Nachkommen von der Abart *B* hervorbringen, aber nicht in allen Zuchten kommt es dazu und oft erst nach zahlreichen Generationen. Ebenso ist es mit der Abart *B* in Bezug auf ihre Erzeugung der Abart *A*. In beiden Fällen auch sind es immer nur einzelne Individuen, die in die andere Abart übergehen, niemals etwa sämmtliche Nachkommen einer Mutter. Immer fanden sich in demselben Aquarium, in dem ein solcher Uebergang vorkam, zahlreiche Individuen der Stammform daneben, ein Beweis, dass es immer nur seltne Ausnahme ist, wenn eine solche extreme Keimplasma-Combination sich bildet. Ist sie aber einmal entstanden, dann erzeugt eine solche Mutter in allen beobachteten Fällen wieder Nachkommen ihres eigenen Typus, eine Mutter also, die von der Abart *A* abstammt, selbst aber zum Typus *B* übergegangen ist, verhält sich ganz so, als ob ihre Vorfahren dem Typus *B* angehört hätten. Sie bringt Nachkommen der Abart *B* hervor, die nun für lange Generationsfolgen den Typus *B* beibehalten. In dem oben angesetzten Beispiel würde der Typus *B* für immer beibehalten werden, da wir dort die vier allein vorhandenen Idanten alle als *b* angenommen haben. Dies wird in Wirklichkeit wohl selten vorkommen, da das Keimplasma verwickelter zusammengesetzt sein dürfte, als es hier angenommen wurde, da nicht nur zahlreichere Idanten in demselben enthalten sind, sondern auch die Zusammensetzung der einzelnen Idanten selbst sich auf die Dauer nicht völlig gleichbleiben wird, wie oben (Theil I) zu zeigen versucht wurde. Wenn die Idanten keine ganz unwandelbaren Einheiten sind in Bezug auf ihre Zu-

sammensetzung aus Iden, wenn vielmehr bei ihrer jedesmaligen Neuformung aus den im Kernnetz vertheilten Iden gelegentlich eine Abweichung in der Aufreihung der Ide vorkommt, dann könnte man sich sogar vorstellen, dass durch solche Verschiebungen ein Keimplasma *a*, welches gar keine reinen *b*-Idanten enthält, vielmehr nur noch einzelne der Abart *B* zugehörige Ide innerhalb von *a*-Idanten, dennoch im Laufe der Generationen zu Rückschlägen nach der Abart *B* führen könnte. Doch das sind Feinheiten, auf welche näher einzutreten für jetzt noch zu früh wäre, da wir ja noch ganz in den ersten Anfängen einer Kenntniss der Vererbungserscheinungen bei Parthenogenese stehen.

So viel aber scheint mir gewonnen, dass wir behaupten dürfen, *auch bei Parthenogenese finde eine individuelle Variation statt, welche wie bei zweigeschlechtlicher Fortpflanzung in der Zusammensetzung des Keimplasmas selbst ihren Grund hat, also auf Vererbung beruht und selbst wieder vererbbar ist.* Ich habe also früher geirrt, insofern ich rein parthenogenetischen Arten die Fähigkeit der Umbildung durch Selectionsprozesse *ganz* absprach; sie können dieselbe noch in einem gewissen Grade besitzen. Der Hauptsache nach aber hatte ich vollkommen Recht, denn dass diese Umbildungsfähigkeit eine *weit* geringere sein muss, als bei zweigeschlechtlichen Arten, das geht ebenso sehr aus den angeführten Beobachtungen als aus den theoretischen Erwägungen hervor. Letztere zeigen, dass im Laufe der Generationen die Zusammensetzung des Keimplasmas immer einfacher werden muss, und erstere bestätigen dies, indem sie eine auffallende Gleichförmigkeit der Nachkommen durch zahlreiche Generationen hindurch nachweisen.

Der Vortheil einer complicirten Mischung von vielerlei Individual-Anlagen, den die amphigonen Vorfahren den parthenogenetischen Arten gebracht haben, geht nach und nach verloren, und wir werden sagen dürfen, dass rein parthenogenetische Arten die Umbildungsfähigkeit durch Selectionsprozesse um so vollständiger einbüssen werden, je länger die reine Parthenogenese bereits angedauert hat. Soweit wir heute schon urtheilen können stimmt dies auch mit den Thatsachen, insofern sehr entwickelte, artenreiche Gruppen des zoologischen Systems sich niemals aus rein parthenogenetischen Arten zusammensetzen. Im Thierreich sind vor Allem die Phyllopoden und Ostracoden unter den Krustern durch die Häufigkeit parthenogenetischer Fortpflanzung bekannt. Allein nur ganz vereinzelte Arten haben reine Parthenogenese, wie eben grade diese Cypris reptans und eine Reihe andrer Cypris-Arten. Unter den Phyllopoden ist mir nur Limnadia Hermanni bekannt, bei welcher noch niemals Männchen gefunden wurden, und grade diese Art scheint recht selten geworden zu sein. Bei den übrigen Arten mit Parthenogenese giebt es etweder neben rein parthenogenetischen Colonien auch solche, die aus beiden Geschlechtern bestehen, wie bei Apus cancriformis, oder es findet in denselben Colonien ein regelmässiger Wechsel parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Generationen statt, wie bei nahezu allen bekannten Arten von Daphniden. Die reiche Entwicklung dieser systematischen Gruppe hat also unausgesetzt unter dem die Variationen mischenden Einfluss der amphigonen Fortpflanzung gestanden. Ganz ebenso verhält es sich bei den Blattläusen, den Rindenläusen,

den Gallwespen. Alle diese Thiergruppen zeichnen sich durch einen grossen Reichthum an Arten aus, bei allen aber intervenirt stets von Zeit zu Zeit die Mischnng der Individnen durch Befrnchtung von Eiern, wenn anch nicht selten mehrere rein parthenogenetische Generationen die zweigeschlechtlichen von einander trennen.

Grade in dem zähen Festhalten der amphigonen Fortpflanzung bei solchen Arten, wie die Reblaus, scheint mir ein starker Hinweis auf die Richtigkeit meiner Ansicht von der Bedentung der geschlechtlichen Fortpflanzung zu liegen. Wer freilich auch hente noch in der Befruchtung eine Erneuerung der „Lebenskraft", eine „Verjüngnng" sucht, der braucht diese Auffassung der Amphigonie als ewig sprudelnden Quells erblicher individneller Variation nicht, nm diese auffällige Beibehaltung der Amphigonie zn verstehen. Wer aber mit mir schon allein in den etwa vierzig auseinander hervorgezüchteten rein parthenogenetischen Generationen von Cypris reptans eine Widerlegnng dieser „Verjüngnngslehre" erblickt, der wird schwerlich eine andere Erklärung für dieses zähe Festhalten auffinden können. Man erinnere sich nur an die Reblaus nnd ihre nächsten Verwandten, bei welchen alljährlich viele rein parthenogenetische Generationen aufeinander folgen und ungemessene Vervielfachnng der Individuen hervorbringen, dann aber e i n e Geschlechtsgeneration auftritt, bestehend aus winzigen flügellosen Männchen und Weibchen ohne Mundwerkzeuge, die nichts zu leisten haben, als unmittelbar nach ihrer Geburt sich zu paaren und zusammen e i n befrnchtetes Ei zu liefern. Also nicht eine Vermehrnng, sondern eine Verminderung der Individnen wird hier durch die geschlechtliche

Fortpflanzung gesetzt, grade wie durch die Conjugation der niederen Einzelligen, und dennoch wird sie beibehalten. Es muss also doch wohl ein grosser Vortheil in ihrer Beibehaltung gelegen sein.

Sie kann aber verloren gehen, und wir können für jetzt nicht sagen, ob etwa augenblickliche Vortheile, welche reine Parthenogenese gewährte, im Stande waren, diese die Anpassungsfähigkeit der Art gewährleistende Einrichtung zu unterdrücken. Wir können nicht entfernt so tief in die Einzelheiten des Kampfes ums Dasein hineinsehen, um beurtheilen zu können, ob eine Art etwa in eine so kritische Lage versetzt werden kann, dass sie nur noch durch die möglichst intensive Vermehrung, wie solche durch Parthenogenese gesetzt wird, sich über Wasser halten kann. In einem solchen Fall würde dann die Amphigonie aufgegeben werden müssen, denn es bliebe nur die Wahl zwischen Untergang und Parthenogenese, und es würde dann gewissermassen die Zukunft der Art ihrer augenblicklichen Erhaltung geopfert. Doch soll damit keineswegs gesagt sein, dass nur in dieser Weise der Ausfall geschlechtlicher Fortpflanzung sich verstehen lasse. Die Frage ist ja eben erst gestellt, wir können nicht beanspruchen, sie sofort auch befriedigend zu beantworten.

Es ist hier der Ort, noch kurz der Pflanzen zu gedenken. Leider liegen — soviel mir bekannt — bis jetzt noch keine weiteren Beobachtungen vor, welche uns bestimmt berechtigen, dieselben Vorgänge für die Reifung weiblicher und männlicher Sexualzellen bei den Pflanzen anzunehmen, welche für die Thiere jetzt nachgewiesen sind. Strasburger und Andere haben allerdings schon vor Jahren Zelltheilungen an den

Mutterzellen von beiderlei Fortpflanzungszellen kennen gelehrt, die den Reductionstheilungen der thierischen Mutterkeimzellen ähnlich sind. Ob aber auch hier eine Verdoppelung der Idanten der zweimaligen Halbirung ihrer Anzahl vorhergeht, scheint noch unbekannt. Wenn man auch vermuthen darf, dass auch hier in irgend einer Weise dafür Sorge getragen ist, dass die Zahl der Ide halbirt und dabei ihre Neugruppirung vorgesehen ist, so wird sich doch nicht vorhersagen lassen, ob dies Alles genau in derselben Weise vor sich geht, wie bei den Thieren. Man darf vielleicht sogar erwarten, dass hier Abweichungen von dem bei den Thieren üblichen Reductionsprozess vorkommen, welche den Sinn und die Bedeutung desselben noch schärfer hervortreten lassen werden.

Im Allgemeinen wird man aber erwarten dürfen, dass auch bei pflanzlicher Parthenogenese die Variationsbreite abnimmt und damit die Fähigkeit zur Umgestaltung der Arten durch Züchtungsprozesse. Umgestaltungen durch directe Beeinflussung des Keimplasmas sind natürlich hier wie dort immer noch denkbar, aber wir wissen über solche, etwa aus klimatischen oder Ernährungs-Einflüssen hervorgehende Abänderungen des Keimplasmas zur Stunde noch so wenig, dass nicht zu sagen ist, wie weit sie etwa reichen.

Parthenogenese wurde noch vor zehn Jahren von den Botanikern überhaupt angezweifelt, dann wenigstens für ausnehmend selten gehalten und fast nur für Pflanzen anerkannt, die sich unter der Cultur des Menschen befinden, wie Pteris cretica, von denen man also eine gewisse Neigung zum Entarten annehmen konnte, oder die doch wenigstens der Regelung ihres Baues und ihre Lebensverrichtungen

durch Naturzüchtung nicht mehr unterworfen waren. Jetzt betrachtet man eine ganze Gruppe von Pilzen, die Saprolegnien, welche einige Gattungen mit vielen Arten ausmachen, als rein parthenogenetisch. Auch viele Gattungen und Arten der Ascomyceten sollen sicher „nicht sexuell" sein, die amphigone Fortpflanzung der Ascidiomyceten „ist sehr zweifelhaft" und „die Basidiomyceten zeigen uns eine grosse gestaltenreiche Pflanzenfamilie mit Hunderten von Gattungen und Arten, die keine Spur von geschlechtlicher Fortpflanzung weder heute besitzen, noch wahrscheinlich jemals besassen."[1])

Wenn die letzte Angabe zutrifft, dann würde also bei den Basidiomyceten von Parthenogenese keine Rede sein können, denn diese setzt als ihre Wurzel amphigone Fortpflanzung bei den Vorfahren voraus. Parthenogenese heisst Jungfernzeugung und bedeutet die Entwicklungsfähigkeit weiblicher Keimzellen ohne Befruchtung; die Parthenogenese hat sich aus der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung entwickelt durch Ausfall der Männchen und der männlichen Keimzellen; darüber kann nach unseren heutigen Kenntnissen ein Zweifel nicht mehr bestehen. Nicht jeder einzellige Keim ist seiner Phylogenese nach ein Ei. Man sollte diesen Unterschied zwischen Parthenogenese und „asexueller Fortpflanzung" durch einzellige Keime jetzt auch auf botanischem Gebiet anerkennen und durchführen. Dies ist indessen, wie man aus vorstehendem Citat das Botanikers Vines ersieht, durchaus nicht geschehen, und so ist es auch nicht wohl möglich, aus der „asexuellen" Fortpflanzung der genannten Pilze und der Thatsache ihrer phyletischen Entfaltung zu zahlreichen

---

[1]) Vergleiche: Vines in „Nature" No. 1043, Vol. 40, p. 626. 1889.

Gattungen und Arten sichere Schlüsse auf die durch Vererbung bedingte Variationsbreite bei parthenogenetischer Fortpflanzung zu ziehen. Die Lebensbedingungen der Pilze sind bekanntlich stark abweichend von denjenigen der meisten andern Pflanzen; es scheint nicht undenkbar, dass hiermit der Wegfall oder das Fehlen der Amphigonie zusammenhängt, indem diese Lebensbedingungen stärker, als es sonst der Fall ist, das Keimplasma selbst direct beeinflussen und variabel machen könnten. Wir sehen ja Variabilität auch bei andern Pflanzen entstehen, wenn sie sehr günstigen Ernährungsbedingungen unterworfen werden. Doch soll den Untersuchungen der Botaniker mit dieser Vermuthung durchaus nicht vorgegriffen sein.

Entstehung des parthenogenetischen Eies aus dem befruchtungsbedürftigen.

Wie soeben schon gesagt wurde, muss die Parthenogenese aus der sexuellen Fortpflanzung hervorgegangen sein. Die parthenogenetisch sich entwickelnden Keime sind weibliche Keimzellen, welche die Fähigkeit erlangt haben, sich ohne Befruchtung zum neuen Organismus zu entwickeln. Es handelt sich jetzt noch darum, zu untersuchen, auf welchem Wege dies geschehen ist.

Ich möchte zunächst noch einmal an die Gonoplastiden-Theorie erinnern, deren Princip sich zwar als unhaltbar erwiesen hat, welche aber dennoch eine richtige Anschauung enthält, wenigstens in der Form, welche ihr von Balfour gegeben wurde. Dieser gedankenreiche Forscher sprach sich dahin aus, es möchte die Einrichtung der Richtungskörper

aus dem Grunde von der Natur eingeführt worden sein, damit dadurch Parthenogenese verhütet werde. Er stellte sich also vor, dass Parthenogenese eintreten würde, falls die Richtungskörper — nach ihm das „männliche Princip“ — im Ei verblieben. Wenn nun auch die Sache sich wohl etwas anders verhält, insofern die Richtungstheilungen des Eies zunächst eine Anpassung an die Befruchtung waren, so haben sie doch zugleich die Wirkung, die Entwicklungsfähigkeit des Eies zu hemmen, und man kann in gewissem Sinne sagen, ihr Austritt verhüte die parthenogenetische Entwicklung des Eies. Allerdings wissen wir heute, dass auch bei parthenogenetischen Eiern ein Richtungskörper entfernt wird, und der Unterschied vom befruchtungsbedürftigen Ei liegt in der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers; aber es bleibt doch immer der richtige Gedanke, dass Etwas aus dem Ei entfernt wird, was zu seiner Entwicklungsfähigkeit nothwendig ist. Nach unsern heutigen Vorstellungen ist dies nicht ein unbekanntes „männliches Princip“, sondern ein gewisses Quantum von Keimplasma.

Wenn wir daher untersuchen wollen, auf welchem Wege wohl das seit den ältesten Zeiten der vielzelligen Wesen befruchtungsbedürftige Ei zu parthenogenetischer Entwicklung fähig gemacht worden ist, so liegt der Gedanke am nächsten, es möchte dies durch Unterdrückung der zweiten Richtungstheilung herbeigeführt worden sein. In diesem Falle würde die erste Richtungstheilung die Herabsetzung der vorher aufs Doppelte vermehrten Idanten auf ihre Normalziffer bewirken, und wenn nun die zweite Richtungstheilung unterbleibt, so behält die Eizelle genau so viele Kernsubstanz, als sie enthalten würde, wenn nach Eintritt der

zweiten Richtungstheilung Befruchtung erfolgt wäre. Da nun regelmässig parthenogenetische Eier stets nur einen Richtungskörper bilden, so kann diese Vermuthung einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit beanspruchen. Dennoch liegen Thatsachen vor, welche beweisen, dass Parthenogenese noch auf einem andern Wege erreicht werden kann.

Bekanntlich hat Blochmann für die Eier der Bienen, welche in Drohnenzellen abgelegt worden waren, denselben Verlauf der Eireifung beobachtet, wie für die Eier aus weiblichen Zellen. Bei beiden erfolgt die Bildung von zwei Richtungskernen, bei beiden also wird die Kernsubstanz zwei Mal hintereinander halbirt. Dennoch entwickelt sich der aus der zweiten Theilung hervorgehende Eikern auch bei den unbefruchtet bleibenden männlichen Eiern zum Keimkern, während er bei den weiblichen Eiern erst nach seiner Vereinigung mit dem Kern der befruchtenden Samenzelle fähig wird, die Embryogenese einzuleiten.

Aehnlich verhält es sich bei den Eiern solcher Schmetterlinge, welche zwar in ihrer überwiegenden Majorität befruchtungsbedürftig sind, welche aber in einzelnen Fällen sich parthenogenetisch entwickeln. Platner fand bei Liparis dispar, dass solche Eier ganz ebenso wie die befruchtungsbedürftigen zwei primäre Richtungskörper bilden.

Daraus geht hervor, dass Parthenogenese auch dann noch möglich ist, wenn die Quantität des Keimplasmas im Ei auf die Hälfte vermindert wurde. Rolph bezog seinerzeit Parthenogenese auf bessere Ernährung; Strasburger vermuthete, indem er diesen Gedanken der inzwischen erkannten Bedeutung der Kernsubstanz anpasste, es möchten „besonders günstige Ernährungsbedingungen dem Mangel an

Nucleo-Idioplasma entgegenwirken". Er nahm an, dass das Nucleoplasma auch bei parthenogenetischen Eiern allgemein auf die Hälfte reducirt werde und dass „der auf die Hälfte reducirte Eikern nicht vermöge, die Entwicklungsvorgänge im Zellkörper anzuregen". Ich selbst sprach es bestimmt aus, dass grade auch bei der exceptionellen Parthenogenese einzelner Eier der Unterschied zwischen Eiern, die zur Parthenogenese fähig sind, und solchen, die es nicht sind, nicht ein qualitativer, sondern ein quantitativer sein muss.[1]) Ich schloss aus den Verhältnissen bei exceptioneller Parthenogenese, dass eine bestimmte Menge von Keimplasma im Eikern enthalten sein muss, wenn er im Stande sein soll, die Embryogenese einzuleiten und durchzuführen, und dass bei exceptioneller Parthenogenese die halbe im Ei zurückbleibende Keimplasmamenge ungewöhnlicherweise die Fähigkeit besitze, wieder aufs Doppelte heranzuwachsen. Es ist mir wohl bekannt, dass manche seither aufgefundene Thatsachen dieser Annahme im Wege zu stehen scheinen, allein ich glaube, dass dies nur ein Schein ist. So könnte man meiner Ansicht die zwei Varietäten von Ascaris megalocephala entgegenhalten, von welchen die eine zwei Kernstäbchen im Furchungskern enthält, die andere deren vier. Man könnte daraus schliessen wollen, dass die Masse der Kernsubstanz nicht den Eintritt der Entwicklung bedinge, sondern irgend etwas Anderes, etwa die „Attractionsphären" und die in ihnen liegenden, von E. van Beneden entdeckten Centralkörperchen, die „Centrosomen" Boveri's'. Ich bestreite nicht die Bedeutung dieser merkwürdigen Körperchen

---

[1]) „Continuität des Keimplasmas", Jena 1885, p. 90.

für den Eintritt der Kerntheilung, aber wissen wir, woher sie kommen und ob nicht grade sie wieder ihrerseits vom Kern-Idioplasma bedingt, ja vielleicht geschaffen werden?

Ich halte dies nicht nur für möglich, sondern sogar für wahrscheinlich. Die Verschiedenheiten in der Embryogenese zweier verwandter Arten beruhen nicht allein auf verschiedener Differenzirung der einzelnen den Körper aufbauender Zellen, sondern ebenso sehr auch auf ihrer Zahl und der relativen und absoluten Zellenzahl der Körpertheile. Ein und derselbe Körpertheil sei bei der einen Art lang, bei der andern kurz, so gehen bei der ersten mehr Zellen in den Bau desselben ein, als bei der zweiten, oder mit andern Worten: die Stärke der Zellvermehrung der ersten Embryonalzellen dieses Körpertheils ist bei der einen Art grösser als bei der zweiten. Wenn nun dieser Zelltheilungs-Modus durch die specifische Natur des betreffenden Centrosomas jener Anlagezellen bestimmt wird, so würde also die Embryogenese in ihrer Qualität sehr wesentlich bestimmt durch das Centrosoma, d. h. durch einen Theil, der im Zellkörper liegt und den man bisher auch als einen Theil des Zellkörpers aufgefasst hat.

Wir wissen nicht, ob dies so ist; möglicherweise könnte das Centrosoma ursprünglich aus dem Kern stammen. Aber gesetzt auch, dasselbe sei nicht nur nach Lage, sondern auch nach Ursprung ein Theil des Zellkörpers, so werden wir doch seine Thätigkeit in Abhängigkeit vom Kern und der Kernsubstanz denken müssen. Die Centrosomen sind der bewegende, also der Haupttheil des merkwürdigen Mechanismus, der die Kerntheilung besorgt. Ist derselbe einmal in Thätigkeit, so vollzieht er die Theilung in vorgeschriebener Weise, wie eine Spinnmaschine, die ihre Hunderte

von Fäden dreht, dass aber der Apparat in Bewegung gesetzt wird, hängt nicht von ihm, sondern hängt offenbar von inneren Zuständen der Zelle ab, die eine Rückwirknng auf den Theilungsapparat haben und ihn in den Zustand versetzen, in welchem er zur Thätigkeit übergehen muss. Wie wollte man es anders verstehen, dass das Centrosoma zwar, wie Flemming neuerdings zeigt, immer im Zellkörper vorhanden ist, aber nur periodisch zur Kerntheilung schreitet? Nun werden aber, wie wir wissen, die innern Zustände der Zelle in erster Linie ihrer Qualität nach von der Kernsubstanz bestimmt, folglich muss auch das Centrosoma nnd der von ihm geleitete Theilungs-Apparat in letzter Instanz von der Kernsubstanz in Bewegung gesetzt nnd der Rhythmus der Zelltheilung von dieser den ganzen Aufbau des Organismus beherrschenden Substanz bestimmt werden. Wäre es anders, so wäre diese Substanz keine Vererbungssubstanz.[1])

So wenig wir also auch zur Stunde über die im Innern der Zelle zwischen Kern und Zellkörper und wieder zwischen diesem und dem Centrosoma sich abspielenden Vorgänge

[1]) Mit dieser Ansicht stimmt sehr gut die neueste Beobachtung Fol's, nach welcher die Centrosomen der Ei- und Samenzelle sich bei der Befruchtung theilen, um sich dann halb und halb zu vereinigen und so die heiden Polkörper der ersten Furchungsspindel zu bilden. Vergl. Fol: „La quadrille des Centres", Genève 1891. Uebrigens enthält diese Beobachtung nichts Ueberraschendes, da hier nichts Anderes geschieht, als was jeder Kerntheilung vorausgeht: die Verdopplung des Centrosomas. Die beiden Geschlechtskerne verhalten sich hierin ganz wie selbstständige Kerne, wie sie denn auch hei manchen Arten auch äusserlich noch lange ihre Selbstständigkeit behalten, indem die Verschmelzung zu einem einzigen Kern erst in späteren Furchungsstadien erfolgt. Brieflich mir mitgetheilte Beobachtungen von Dr. Ischikawa an Cyclopiden nnd nnabhängig davon angestellte Beobachtungen meines Assistenten Herrn Dr. Häcker's an denselben Thieren bezeugen dies.

im Einzelnen wissen, soviel, glaube ich, darf doch als sicher betrachtet werden, dass Alles, was in der Zelle geschieht, einschliesslich den Rhythmus und die Qualität der Vermehrung, von der Kernsubstanz abhängt. Ist dies aber so, dann kann auch die Quantität dieser Kernsubstanz keine gleichgültige Sache sein, und es muss ein Minimum derselben geben, unterhalb dessen die Beherrschung der Lebensvorgänge der Zelle nicht mehr vollständig erfolgen kann. Ist dies aber richtig, dann werden wir auch berechtigt sein, die exceptionelle Parthenogenese durch die Annahme zu erklären, das Kernplasma einzelner Eier einer Art besitze das Vermögen des Wachthums in grösserem Maasse als die Majorität derselben, oder in dem Falle der Biene, jedes Ei besitze die Fähigkeit, sein auf die Hälfte reducirtes Kernplasma, wenn es nicht durch Befruchtung wieder auf das Normalmaass gebracht wird, durch Wachsthum wieder auf die doppelte Masse zu bringen.

Diese Erklärung stimmt auf das Schönste mit allen Thatsachen, soweit ich sie übersehe, ganz besonders auch mit der schon in früherer Zeit von verschiednen Forschern gemachten Beobachtung, dass unbefruchtete Eier verschiedener Thierarten, z. B. des Seidenschmetterlings, häufig zwar in Embryonalentwicklung eintreten, sie aber nicht zu Ende führen, sondern auf einem früheren oder späteren Stadium stehen bleiben. Dies wird sofort verständlich, wenn man die Beherrschung der Zelle von der Quantität des Kernplasmas abhängig denkt. Je nachdem das durch Ausstossung der beiden Richtungszellen auf die Hälfte herabgesetzte Keimplasma eine geringere oder eine stärkere Wachsthums-

kraft besitzt, genügt das Quantum an Keimplasma zwar zur Anregung der ersten Theilungen der Eizelle, nicht aber zur Durchführung der ganzen Embryogenese, oder aber es genügt dazu. In einer früheren Schrift [1]) habe ich dies theoretisch verständlich zu machen gesucht und verweise auf jene Stelle. Hier aber möchte ich noch hinzufügen, dass ich seither mich selbst davon überzeugt habe, dass die Angaben, auf welchen ich dabei fusste, richtig sind. Ich habe in Gemeinschaft mit Herrn Dr. Ischikawa verschiedene Schmetterlingseier, welche unbefruchtet geblieben waren, auf ihre Entwicklungsfähigkeit untersucht und konnte beobachten, dass in der That einzelne Eier in die Embryogenese eintreten, dass von diesen aber die meisten auf einem früheren oder späteren Stadium stehen bleiben und nur ganz wenige es bis zur vollen Ausbildung des Räupchens bringen. So erhielten wir von vielen (etwa 100) unbefruchteten Eiern von Aglia Tau nur ein völlig ausgebildetes Räupchen, viele Eier schrumpften nach wenigen Tagen, andere aber blieben prall, und diese zeigten dann meist eine grössere Anzahl von Blastodermzellen im Dotter, entwickelten sich sehr langsam und wohl auch [2]) unregelmässig weiter und hielten sich so einen ganzen Monat lang, bis auch sie schrumpften und zu Grunde gingen. Die Eier ein und desselben Weibchens also sind in Bezug auf ihre Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung graduell verschieden, und da diese individuelle Verschiedenheit nicht im Dotter liegen kann, insofern derselbe als Ernährungsstoff bei allen Eiern in gleicher Weise und in gleichem

[1]) „Die Continuität des Keimplasmas", Jena 1885, p. 92 u. f.

[2]) Die Untersuchung war nicht auf die Embryogenese im Einzelnen gerichtet.

Ueberfluss vorhanden ist, so wird sie wohl auf einen Unterschied in der Wachsthumsschnelligkeit des Keimplasmas bezogen werden dürfen; wenigstens wüsste ich nicht anzugeben, auf welch anderes Moment man sie beziehen könnte.

Damit ist indessen nicht gesagt, dass Parthenogenese nicht auch auf dem zuerst angedeuteten Weg der Unterdrückung der zweiten Richtungstheilung entstanden sein könnte. Ich möchte vielmehr glauben, dass regelmässige Parthenogenese immer auf diesem Wege entstanden ist, da sonst der Wegfall der zweiten Richtungstheilung hier kein so allgemeiner und ausnahmsloser sein könnte. Bei facultativer Parthenogenese aber konnte dieser Weg nicht eingeschlagen werden, weil dasselbe Ei, welches zur parthenogenetischen Entwicklung befähigt war, doch auch befruchtungsfähig bleiben sollte. Dazu aber gehörte die Reduction des Keimplasmas, wie sie durch die zweite Richtungstheilung gesetzt wird. Sollte einmal Parthenogenese möglich gemacht, daneben aber die Befruchtungsfähigkeit beibehalten werden, so blieb nichts übrig, als den gewöhnlichen Gang der Eireifung beizubehalten, die im Ei zurückbleibende Hälfte des Keimplasmas aber mit erhöhter Wachsthumsfähigkeit auszustatten.

III.

Amphimixis als Conjugation und Befruchtung.

Thatsachen der Conjugation.

Schon seit langer Zeit hat man die Conjugatiou der Einzelligen der geschlechtlicheu Fortpflanzung der Vielzelligen verglichen und mehr oder weniger ihr gleichgestellt. Es lag ja auch nahe, das mehr oder weniger vollständige Verschmelzen zweier einzelligen Wesen dem Verschmelzen der beiden Geschlechtszellen der Vielzelligen zn vergleichen und in beiden den im Wesentlichen gleichen Vorgang zu vermuthen. Man fand sich in dieser Vermuthnng nur bestärkt, als die Beobachtung zn lehren schien, dass die Fortpflanzung durch Zweitheilung bei den Einzelligen nicht unbegrenzt audauern kann, ohne dass Conjugation von Zeit zn Zeit stattfiudet. Man dachte sich die Conjugation als einen „befruchtenden“ Vorgang, der dem Organismns wieder von Neuem die im Erlöschen begriffene Fähigkeit der Zweitheilung verleihe, und zwar auf viele Theilungen zngleich, ganz ähnlich, wie ja anch durch die Befruchtung bei den Vielzelligen ein auf viele Zellgenerationen hinaus anhaltender Vermehrungs-

prozess der Zellen, die Embryogenese, ermöglicht werde. Das Zellmaterial, welches hier zum Anfbau des vielzelligen Organismus verwandt werde, das erscheine dort als Succession zahlreicher Generationen von Einzelligen, in beiden Fällen aber beruhe die Fähigkeit zu einer solchen Zellvermehrung auf dem Vorausgehen einer solchen Zellverschmelzung, durch welche eben erst die lebendige Kraft zu Tag trete, welche die Fortpflanzung ermögliche.

So etwa hätten sich die Vorstellungen formuliren lassen, welche sich in den Biologen des vorvorigen Jahrzehnts — natürlich mit verschiedentlichen Abweichungen — ausgebildet hatten. Auch die bahnbrechenden Entdeckungen Bütschli's über die Conjugation der Infusorien änderte daran nichts Wesentliches, wenn sie auch in den damals noch recht räthselhaften Umwandlungen der Kerne eine Erscheinung kennen lehrten, zu welcher ein Analogon in den Erscheinungen der Befruchtung noch nicht bekannt war.

Heute ist dieses Analogon — dank in erster Linie den Forschungen der Brüder Hertwig, Fol's und E. van Beneden's gefunden, und wir dürfen die Zusammenstellung von Conjugation und Befruchtung als vollkommen gerechtfertigt anerkennen, und zwar mit um so grösserer Sicherheit, als nun auch die von Bütschli begonnenen Forschungen über die Conjugation der Infusorien durch die vorzüglichen Arbeiten mehrerer Forscher, durch Balbiani, Engelmann, Gruber und R. Hertwig, vor Allem aber durch die umfassenden und bewunderungwürdigen Arbeiten von Maupas[1]) zu hoher Klarheit geführt haben.

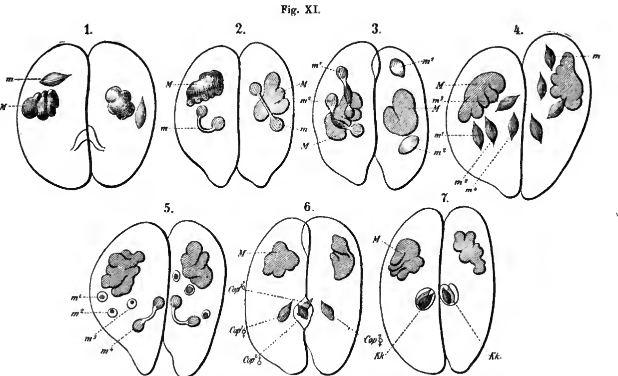
[1]) Man würde die schönen Untersuchungen von Maupas mit noch reinerer Freude lesen, wenn sie nicht öfters mit Ausfällen gegen

Wenn aber auch jetzt die Uebereinstimmung von Befruchtungs- und Conjugationsvorgängen mit Sicherheit behauptet werden darf und sich insofern die Ahnungen einer früheren Zeit in diesem allgemeinen Sinn bestätigen, so können doch, nach meiner Ansicht wenigstens, die früher gehegten Vorstellungen über die tiefere Bedeutung dieser beiden Vorgänge nicht mehr beibehalten werden, und sowohl Conjugation als Befruchtung erscheinen in einem ganz andern Lichte, wenn wir das, was wir heute über die sie ausmachenden sichtbaren Vorgänge wissen, unbefangen und mit Zurücklassung altererbter Vorurtheile ansehen und vergleichen. Wechselseitig wirft der eine Vorgang Licht auf den andern und der eigentliche Sinn beider wird erst dadurch völlig klar.

Ich erinnere zuerst kurz an die Thatsachen der Conjugation, wie sie durch Maupas sichergestellt und durch R. Hertwig in höchst werthvoller Weise bestätigt und erweitert worden sind, indem ich die Kernveränderungen, welche bei Paramaecium caudatum die Conjugation begleiten, in einigen frei nach Maupas gezeichneten Stadien hier beigebe (Fig. XI). *M* bedeutet Macronucleus, *m* Micronu-

Diejenigen durchsetzt wären, welche vor ihm auf diesem Gebiete gearbeitet haben. Er sollte nicht vergessen haben, dass Irrthum auch den Besten unvermeidlich ist, dass es das Schicksal jeder, auch der vortrefflichsten Arbeit ist, von einem Späteren überflügelt zu werden, ja dass grade darauf der ganze Fortschritt der Wissenschaft beruht. Man kann die Irrthümer seiner Vorgänger verbessern, ohne doch das Bewusstsein zu verlieren, auf ihren Schultern zu stehen. Dass man weiter kommt als sie, ist zum guten Theil grade ihr Verdienst, indem sie den Nachfolger auf eine höhere Basis gestellt haben, als die war, von der sie selbst ausgingen, und es ist ein schlechter Dank, sie dafür als „oberflächlich", „ungenau" u. s. w. hinzustellen.

Fig. XI.



Conjugation von Paramaecium caudatum, frei nach Maupas.

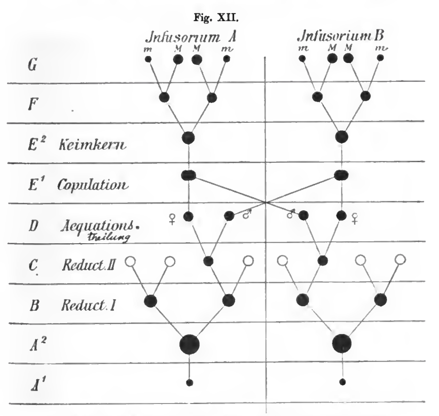
M = Macronucleus. *m* = Micronucleus. *Cop* = Copulationskern. *Kk* = Keimkern.

cleus, m^1 und m^2 in Fig. 3 bedeuten die beiden Tochterkerne, die aus der ersten Theilung des Micronucleus hervorgehen, m^{1-4} in Fig. 4 dic vier Enkelkerne desselben, wie sie die Theilung dieser Tochterkerne hervorbringt. In Fig. 5 sind drei von diesen bereits in Auflösung begriffen (m^{1-3}), während der vierte (m^4) abermals zur Theilungsspindel ausgezogen ist, nm sich in die beiden Copulationskerne cop ^{1} und cop ^{2} zu theilen. Fig. 6 zeigt das Hinüberwandern des männlichen Copnlationskerns jeden Thiers in das andere, und Fig. 7 die Vereinigung je eines männlichen und weiblichen Kerns zum Keimkern (*Kk*).

Noch deutlicher tritt das Wesentliche an diesen Vorgängen hervor, wenn man das beistehende Schema der Veränderungen des Micronucleus betrachtet, welches M a u p a s von Colpidium truncatum gegeben hat. Figur XII stellt die Kern-Veränderungen innerhalb zweier sich conjugirender Individnen dieses Infusoriums rein schematisch dar. Die schwarzen Flecke bedeuten persistirende Kerne, die hellen solche, die sich auflösen nnd zu Grunde gehen. In beiden Thieren spielen sich genau die gleichen Vorgänge ab. Der Micronncleus wächst zuerst von seiner früheren Kleinheit (A^1) zu bedeutenderem Umfang heran und ist in Stadium A^2 zu einer ersten Theilung bereit, die die beiden Kerne des Stadiums *B* hervorbringt. Jeder dieser Tochterkerne theilt sich dann nochmals, nnd so entstehen die vier Enkelkerne des Stadiums *C*. Von diesen gehen drei zu Grunde, indem sie sich anflösen, und nur einer theilt sich nochmals und bringt so zwei Kerne hervor, die dem Sperma- und dem Eikern der Metazoen zu vergleichen sind. Man kann sie als männlichen und weiblichen Copulationskern bezeichnen

und unter dem männlichen denjenigen verstehen, der aus dem Thier, welchem er bisher angehörte, hinüberwandert in

Fig. XII.



Schema der Veränderungen des Micronucleus bei der Conjugation eines ciliaten Infusoriums, nach dem von Maupas für Colpidium truncatum gegebenen Schema.

das andere Thier, um dort mit dem weiblichen Copulationskern desselben zu verschmelzen. So entsteht das Stadium *E*

des Schemas: der „mixotische Kern“,[1]) das Analogon des „Keimkerns“ bei der Befruchtung.

Während der alte Macronucleus zerfällt und sich auflöst, gehen aus diesem „Keimkern“ nun durch zweimalige Theilung (Stad. *F* u. *G*) zwei neue Macro- und zwei neue Micronuclei hervor, die Einleitung zu der nun eintretenden ersten Zweitheilung des ganzen Thieres.

Das Wesentliche des Vorgangs ist die Vereinigung gleicher Mengen von Kernsubstanz aus jedem der beiden Thiere in jedem, und die Ausbildung dieser aus zwei Individuen stammenden Kernsubstanzen zu den jedes der Exconjugirten beherrschenden Kernen. Dies stimmt insoweit mit dem Befruchtungsvorgang, als auch bei diesem zwei aus verschiedenen Individuen stammende, der Masse nach gleiche Kernsubstanzen sich zu einem neuen Keimkern vereinigen. Da wir einmal wissen, dass die „Kernsubstanz“ das leitende Prinzip der Zelle ist, das Nägeli'sche „Idioplasma“, die Vererbungssubstanz, so werden wir sagen dürfen, dass sowohl Conjugation als Befruchtung im Wesentlichen nichts Anderes sind als eine Vermischung der Vererbungssubstanz zweier Individuen. Es sei mir gestattet, für diesen Vorgang der Idioplasma-Vermischung zweier Individuen den besondern Namen der Amphimixis einzuführen. Die Nützlichkeit, ja die Nothwendigkeit einer solchen besondern Bezeichnung wird sich bald herausstellen. Fassen wir zunächst nur die direct beobachtbaren Erscheinungen ins Auge, so ergeben sich neben der schon betonten Uebereinstimmung

[1]) Unter einem „mixotischen“ Kern verstehe ich einen durch Amphimixis entstandenen, also einen Kern, der zu gleichen Theilen aus dem Idioplasma zweier Individuen besteht.

der beiden Formen der Amphimixis in den Grundzügen doch auch nicht unbedeutende Verschiedenheiten zwischen Conjugation und Befruchtung.

Diese liegen schon darin, dass bei den Infusorien, deren Conjugation wir am besten kennen, zwei Arten von Kernen vorkommen, ein sogenannter Macronucleus und ein Micronucleus. Man hat dem Ersteren die Leitung der vegetativen Functionen zugeschrieben, den Letztern als den „Fortpflanzungskern" bezeichnet. Sicher ist, dass beide Kerne aus demselben Material hervorgehen, nämlich aus dem mixotischen Kern des exconjugirten Thieres, dem Keimkern. Es ist also gewiss richtig, dass ihre Differenzirung auf dem Princip der Arbeitstheilung beruht, und Maupas wird wohl auch die Bedeutung des Macronucleus nahezu treffen, wenn er ihn dem „bon fonctionnement des organes de la vie végétative et à la forme individuelle" vorstehen lässt, eine Auffassung, die sich mit der von Bütschli, Gruber und Hertwig nicht vollständig deckt, indem diese ihn blos als den „Stoffwechselkern" bezeichnen. Der Micronucleus dient, wie die Thatsachen lehren, in erster Linie der Amphimixis, denn nur aus seiner Substanz bilden sich die Copulationskerne. Schwerlich werden wir indessen seine Thätigkeit darauf beschränkt denken dürfen. Mehrere Thatsachen scheinen dafür zu sprechen, dass er auch ausserhalb der Conjugationsperiode eine Function hat. Bei vielen Arten kommt er nicht in der Einzahl vor, sondern es finden sich regelmässig zwei Micronuclei während der ganzen Theilungsperiode, obwohl bei der Conjugation nur einer von Beiden verwendet wird, der andre aber sich auflöst. Bei andern Arten kommen mehrere Micronuclei vor, ja bei Stentor

Roeselii finden sich achtnndzwanzig in regelmässiger Vertheilung durch das ganze Thier. Dies weist darauf hin, dass während der Vermehrungsperiode des Infusoriums die Masse seines Idioplasmas grösser sein muss, als während der Conjugationsperiode, und dieses wiederum deutet auf eine Thätigkeit während der Fortpflanzungsperiode hin. Welcher Art diese ist, weiss ich nicht und möchte auch keine Vermuthnng darüber änssern, da diese Frage hier nicht wesentlich in Betracht kommt. Soviel steht fest, dass in Bezug anf die Conjugation die Micronuclei die Continnität des Keimplasmas vermitteln. Bei den Metazoen wird dieselbe nach meiner Ansicht in vielen Fällen nicht so direct hergestellt, sondern, wie ich glaube, durch nnsichtbar kleine Mengen von Keimplasma, welche vom Ei her gewissen somatischen Zellen beigemengt sind. Bei ihnen kann diese Zurücklegung nur erschlossen werden, hier wird thatsächlich in einer der Beobachtung zugänglichen Weise ein Theil des Idioplasmas in Form der Micronnclei für die Verwendung der nächsten Generation znrückgelegt. Diese Kernsubstanz des Micronucleus allein ist unsterblich, d. h. setzt die Lebensbewegung ins Unbegrenzte fort, nicht so die des Macronncleus, die sich vielmehr in dieser Beziehung wesentlich anders verhält.

Wie bei den Metazoen der gesammte Zellenbau des Körpers (Soma) sich durch die Lebensprozesse abnützt nnd einem natürlichen Tode verfällt, so kann auch der Macronucleus der Infusorien nicht auf unbegrenzte Generationsfolgen hinaus weiter fnnktioniren, sondern mnss von Zeit zn Zeit erneut werden, und zwar wird er, wie wir gesehen haben, aus dem Keimkern neu gebildet, der durch die Amphimixis der beiden Copulationskerne entsteht. Während der Bildung

eines neuen Macronucleus zerfällt der alte und löst sich auf. Das sind Vorgänge, die ein Analogon bei der Befruchtung nicht haben. Auf ihre tiefere Bedeutung werde ich später zurückkommen.

Ein weiterer Unterschied zwischen Befruchtung und Conjugation besteht darin, dass die Copulationskerne der Infusorien aus dreimaliger Kerntheilung des Micronucleus hervorgehen, während die Kerne der Ei- und der Samenzellen der Metazoen blos aus zweimaliger Theilung der Mutterzelle sich ableiten.

Deutung der Erscheinungen.

Es scheint vielleicht sehr gewagt, die soeben hervorgehobenen Unterschiede und Uebereinstimmungen zwischen den beiden Formen der Amphimixis heute schon in ihrer Bedeutung ergründen zu wollen, allein ich möchte das Wagniss unternehmen, sei es auch nur, um dadurch der weiteren Forschung eine bestimmte Richtung zu geben. Wenn ich meine in den früheren Abschnitten entwickelten theoretischen Vorstellungen von Befruchtung und Vererbung zu Grunde lege, so glaube ich nicht, dass wir auf alle Einsicht in die Vorgänge der Conjugation, wie wir sie heute kennen, zu verzichten brauchen, jedenfalls glaube ich, dass die weitere Forschung sehr viel fruchtbarer werden wird, wenn man irgend eine bestimmte Deutung der Vorgänge zu prüfen unternimmt, als wenn man beobachtet, ohne zu wissen was man sucht.

Schon vielfach sind die vorbereitenden Theilungen des Micronucleus der Bildung der Richtungskörper bei den

thierischen Eiern verglichen worden. Wenn man die beiden Vorgänge nur ihrer physiologischen Bedeutung nach ins Auge fasst, so ist dieser Vergleich sicherlich zutreffend, wenn man aber die einzelnen Phasen homologisirt[1]) und für morphologisch gleichwerthig erklärt, so ist er unrichtig, da Homologien auf gleicher Abstammung zweier Lebensformen beruhen, Niemand aber glauben wird, dass die höheren Thiere von den ciliaten Infusorien abstammen. Die Form der Conjugation, die die Letzteren aufweisen, ist wohl schon weit entfernt von der einfachsten Form derselben, wie sie bei niederen Einzelligen vorkommt, und ein directer Zusammenhang zwischen der Conjugation der Ciliaten und der geschlechtlichen Fortpflanzung der Metazoen kann nicht angenommen werden. Damit fällt jede Homologisirung der einzelnen Phasen dieser beiden Formen der Amphimixis, wenn auch der Vorgang in seinen Grundzügen sicherlich homologisirbar ist, da er aus derselben Wurzel, der Conjugation niederster Lebewesen hervorgewachsen ist.

Wenn nun aber dennoch — wie ich zu zeigen suchen werde — auch viele der Einzelvorgänge bei beiden Formen einander der Bedeutung nach entsprechen, so zeigt das von Neuem, wie tiefgreifend diese Bedeutung sein muss, denn nicht gemeinsame Abstammung hat hier die gleichen Vorgänge hervorgerufen, sondern die physiologische Nothwendigkeit, etwa so wie die von Semper[2]) auf dem Rücken gewisser Landschnecken (Onchidium) entdeckten Augen nicht deshalb in ihrem Bau mit Wirbelthier-Augen übereinstimmen,

[1]) Vergleiche z. B. A. Giard, „Sur les globules polaires et les Homologues de ces éléments chez les infusoires ciliés", Paris 1890.

[2]) C. Semper, „Ueber Schneckenaugen vom Wirbelthiertypus".

weil diese Schnecken von Wirbelthieren stammten, sondern weil die geforderte Leistung des Auges auf Grundlage der Natur des Lichtes und der histologischen Beschaffenheit des Schnecken-Rückens einen solchen Bau bedingte.

Als Grundlage meiner Deutung der die Amphimixis einleitenden Kerntheilungen betrachte ich die Thatsache, dass der Micronucleus der Infusorien Kernstäbchen oder Idanten besitzt, eine Thatsache, die wir Pfitzner,[1] R. Bergh,[2] Maupas und Balbiani[3] verdanken. Damit ist es festgestellt, dass der Bau des Idioplasmas bei den Infusorien übereinstimmt mit dem der Metazoen, und wir sind berechtigt, die Vorstellungen, die wir bei diesen Letzteren von seinem Verhalten und seiner Bedeutung gewonnen haben, auf diese Protozoen zu übertragen, vor Allem die Vorstellung von der individuellen Verschiedenheit der Idanten eines Kerns.

Bei der von R. Bergh untersuchten Urostyla grandis sind in der Spindel des in Theilung begriffenen Micronucleus neun stäbchenförmige Idanten zu sehen (a. a. O. Fig. 9). Da nur die eine Seite der Spindel gezeichnet ist, so wird die Gesammtzahl der Idanten etwa achtzehn betragen. Es wird nun von allen Beobachtern der Conjugationserscheinungen übereinstimmend hervorgehoben, dass die erste Vorbereitung des Micronucleus zur Conjugation in einer bedeutenden

[1]) Pfitzner, „Zur Kenntniss der Kerntheilung von Opalina ranarum", Morph. Jahrbuch Bd. XI, p. 454; 1886.

[2]) R. Bergh, „Recherches sur les noyaux de l'Urostyla", Liège 1889.

[3]) Balbiani, „Sur la structure intime du noyau de Loxophyllum meleagris", Zool. Anzeiger No. 329 u. 330; 1890.

Vergrösserung bestehe.[1]) Maupas[2]) gibt eine Reihe von vierzehn Bildern, welche dieses Heranwachsen des Micronucleus und seine Umbildung zur Spindel darstellt, und berechnet die Massenzunahme während dieser Periode auf das Achtfache des ursprünglichen Volumens.

Richard Hertwig,[3]) der diesem Punkte besondere Aufmerksamkeit zuwandte, fand den Micronucleus eines Paramaecium, welches grade aus der Theilung hervorgegangen war, sehr klein, nämlich kleiner als drei Mikro, den Micronucleus eines zur Conjugation schreitenden Thiers dagegen 75 Mikro im Durchmesser.

Diese enorme Grössenzunahme beruht gewiss zum grössten Theil auf einem Wachsthum der achromatischen Substanz, welche bei den nun folgenden Theilungen eine sehr wesentliche und eigenthümliche Rolle spielt, allein es ist deshalb

---

[1]) Dass die Infusorien nicht die einzigen Protozoen sind, deren Idioplasma in Gestalt von Idanten auftritt, beweisen die schönen Beobachtungen Schewiakoff's: „Ueber die karyokinetische Kerntheilung der Englypha alveolata" im „Morpholog. Jahrbuch" Bd. 13, p. 193; 1888. Es werden dort nicht blos Idanten (Chromosomen) von Schleifenform nachgewiesen, sondern auch ihr Verhalten bei der Karyokinese mit solcher Genauigkeit dargestellt, dass kein Zweifel darüber sein kann, die beschriebene Karyokinese sei eine Aequationstheilung. Die Längsspaltung dieser Schleifen wurde nicht nur an fixirten Präparaten, sondern auch am lebenden in Theilung begriffenen Thier beobachtet. Offenbar ist das Object ein sehr günstiges, und es würde von grossem Werthe sein, das Verhalten der Kerne bei der Conjugation von Euglypha auf die hier entwickelten Gesichtspunkte hin zu prüfen.

[2]) Maupas, „Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés", Archives de Zool. expér. et gén. 2 sér. Vol. VII, Pl. IX, Fig. 1—14. Paris 1890.

[3]) R. Hertwig, „Ueber die Conjugation d. Infusorien", München 1889.

durchaus nicht ausgeschlossen, dass nicht zugleich auch ein Wachsthum des Idioplasmas stattfinde. Ich nehme nun an, dass diese Vergrösserung des Micronucleus mit einer Verdoppelung der Idanten durch Längsspaltung verbunden ist. Leider lässt sich für jetzt ein Beweis für diese Annahme noch nicht erbringen, da es bisher Niemand eingefallen ist, die Zahl der Idanten in einem zur Conjugation sich vorbereitenden Micronucleus mit derjenigen des in Theilung begriffenen Infusoriums zu vergleichen, und die wenigen Bilder, welche bis jetzt von dem einen oder dem andern Stadium vorliegen, keinen sichern Schluss zulassen. Immerhin sprechen die Abbildungen, welche Maupas von dem zur Conjugation sich vorbereitenden Micronucleus von Paramaecium candatum und Onychodromus grandis gibt, insofern eher für meine Ansicht, als die Zahl der Idanten hier jedenfalls eine sehr grosse ist, bei der ersten Art zähle ich 21 in der abgebildeten halben Spindel, was also etwa 42 für die ganze ergäbe. Doch will ich darauf kein allzu grosses Gewicht legen; die Einfachheit der Erklärung der Umwandlungen des Micronucleus, wie ich sie jetzt versuchen will, scheint mir eine stärkere Stützc für die Richtigkeit meiner Annahme.

Wenn diese Annahme richtig ist, dann löst sich das Räthsel dieser verwirrenden Theilungen und Wiederauflösungen des Micronucleus in sehr einfacher Weise. Dann ist die erste und zweite Theilung eine Reductionstheilung, welche die vorher verdoppelte Zahl der Idanten auf die Hälfte der Norm herabsetzen, genau entsprechend den beiden Reductionstheilungen der Samen- und der Ei-Mnttерzellen. Die dritte Theilung aber, welche einen der

vier Enkelkerne des Micronucleus in die beiden Copulationskerne theilt, den männlichen und den weiblichen, ist eine Aequationstheilung, bei welcher die Tochterkerne dieselbe Zahl von Idanten behalten, welche der Mutterkern besass. Diese letzte Theilung hat kein Analogon bei den Metazoen, einfach deshalb, weil bei diesen die Keimzellen immer nur männlich oder weiblich sind, während bei den Infusorien derselbe Micronucleus beiderlei Copulationskerne zu liefern hat.

Von den vier Enkelkernen des Micronucleus gehen drei zu Grunde, indem sie sich auflösen; nur einer theilt sich noch einmal und liefert die Copulationskerne (Stadium *D* des Schemas). Dass die andern sich auflösen, begreift sich insoweit, als dieselben überflüssig sind und keine Verwendung finden können, wie dies ebenso auch für die Richtungskörper der thierischen Eier gilt. Schwieriger ist es, eine Erklärung dafür zu finden, warum sie überhaupt alle drei gebildet werden, und noch schwieriger, die eigentliche Ursache, die causa efficiens ihrer Auflösung anzugeben.

In Betreff der letzten Frage kann vielleicht eine Beobachtung von Maupas auf den richtigen Weg führen. Derselbe glaubt beobachtet zu haben, dass von den vier Enkelkernen des Micronucleus immer derjenige die beiden Copulationskerne liefere, der grade der Substanzbrücke zwischen beiden Conjugirten am nächsten liege. Nur dieser entwickele sich weiter, während die drei entfernter liegenden zum Untergang verurtheilt seien und der Auflösung verfallen. Es sei nur die zufällige Lage, welche darüber entscheide, welcher der vier Kerne sich weiter entwickele.

Danach würde die causa efficiens, welche bewirkt, dass

einer der Enkelkerne sich zum Erzeuger der Copulationskerne aufschwingt, in irgend einem Einfluss gesucht werden müssen, der von dem entsprechenden Kern des andern Thieres ausginge und der natürlich den zunächst liegenden der vier Enkelkerne am stärksten träfe.

Jedenfalls wird man annehmen dürfen, dass das Idioplasma der vier Enkelkerne des Micronucleus im Wesentlichen, also abgesehen von den individuellen Unterschieden der Idanten, gleich sei, d. h. dass in jedem derselben dieselbe Zahl von Idanten der Species und des betreffenden Entwicklungsstadiums enthalten sei, nämlich die Hälfte der Normalzahl der betreffenden Art. Bei Urostyla grandis würden ihrer neun zu erwarten sein. Da nun, nach unsrer Annahme, der Micronucleus während seines Wachsthums von Stadium A^1 bis zu A^2 die Zahl seiner Idanten durch Längsspaltung verdoppelt, also von 18 auf 36 gebracht hat, so werden die beiden nun folgenden Reductionstheilungen nicht nur eine Verminderung der Idanten von 36 wieder auf 18 (Stadium *B*) und von 18 auf 9 (Stadium *C*) bringen müssen, sondern es wird auch Neugruppirung der Idanten eintreten können, genau so, wie bei den analogen Reductionstheilungen der Ei- und Samenzellen. Da jeder der 18 Idanten des Micronucleus verdoppelt wurde, so wird also in dem vergrösserten Micronucleus des Stadiums A^2 jeder der 18 individuell verschiedenen Idanten *A—S* zwei Mal vorhanden sein, und es können nun bei den beiden Reductionstheilungen eine Anzahl verschiedener Combinationen von je 9 Idanten zu Stande kommen, ganz wie dies in Theil I dieser Schrift für die Ei- und Samenzelle ausgeführt wurde.

Wenn nun auch im einzelnen Thier nur je vier der zahlreichen möglichen Combinationen verwirklicht werden können, so darf man doch vielleicht darin, dass wenigstens vier verschiedene Möglichkeiten zur Auswahl gestellt werden, den Grund erblicken, warum alle vier Enkelkerne des Micronucleus gebildet werden und warum beide Tochterkerne desselben (*a* und *b*) die zweite Reductionstheilung eingehen, während doch in unserm Schema die Theilung von *b* allein genügt hätte, um die Entstehung der Copulationskerne zu sichern.

Einwürfe.

Man wird meiner Deutung einwerfen, dass sie sich auf einen Bildungs-Modus der Copulationskerne stütze, der zwar weit verbreitet sei unter den Infusorien, der aber nicht der einzige sei. In der That gibt Maupas, auf den ich mich hier allein stützen kann, für die Oxytrichiden einen etwas andern Bildungs-Modus an. Wenn ich davon absehe, dass hier zwei Micronuclei in conjugationsreifen Thier liegen, so besteht der Unterschied darin, dass hier nicht einer, sondern zwei der Enkelkerne des Micronucleus eine nochmalige Theilung erleiden. Es entstehen also zwei Paare von Copulationskernen, von denen aber nur eins zur Verwendung gelangt, das andre sich auflöst. Meine theoretische Erklärung wird davon nicht berührt.

Die einzige Thatsache, welche mit derselben nicht ohne Weiteres stimmt, ist das Verhalten des Micronucleus in dem männlichen Thier bei den Vorticellen. Bei diesem geht nämlich der Wachsthumsperiode des Micronucleus (Stadium A^1—A^2) schon eine Theilung voraus. Ihre Bedeutung wüsste

ich jetzt nicht zu errathen, wenn sie nicht etwa einfach darin liegt, dass dadurch acht statt blos vier verschiedne Idanten-Combinationen zur Auswahl des einen wirklich fnnctionirenden Copulationskerns dargeboten werden. Ein Blick auf die entsprechende Figur bei Maupas (a. a. O., p. 364) macht dies sofort klar. Jedenfalls ist diese überzählige Theilung eine Aequationstheilung.

So dürfte aus den Abweichungen von dem Theilungsmodus des Micronucleus wohl kein stichhaltiger Einwand gegen meine Deutung hergenommen werden können.

Dass aber die von mir als Reductionstheilungen gedeuteten Vorgänge wirklich solche sind, das scheint aus einigen der von Maupas gegebenen Figuren hervorzugehen, so aus den Figg. 9—13 auf Taf. XVIII, die die Theilungsspindel von Onychodromus grandis in ihrer Entwicklung darstellen. Die stäbchenförmigen Chromosomen liegen in der Längsrichtung nnd scheinen sich der Quere nach zu theilen. Da wir uns die Ide der Länge nach in ihnen aufgereiht denken müssen, so würde also dadurch eine Herabminderung der Idzahl jeden Stäbchens auf die Hälfte bewirkt. Volle Sicherheit lässt sich freilich aus diesen Bildern nicht gewinnen; neue, speciell auf diesen Pnnkt gerichtete Untersnchungen müssen sie bringen. Der ganze Kerntheilungs-Mechanimus zeigt sich doch in wesentlichen Pnnkten verschieden von dem der Metazoen, so dass man ohne vorherige nmfassende Untersuchungen ein sicheres Urtheil darüber nicht haben kann, was hier als Reductionstheilung zu betrachten sei.

Nach meiner Auffassung läge also die Bedeutung der dreimaligen Theilungen des Micronucleus darin, dass einer-

seits eine Herabsetzung der Idantenzahl und zugleich eine Neucombinirung der Idanten dadurch erzielt wird, andrerseits aber die beiden Copulationskerne differenzirt werden.

Dass eine Reduction der Ide auf die Halbnormalzahl stattfinden muss, wird von Niemandem bezweifelt werden, der mit mir in der Amphimixis eben grade die Vereinigung der aus Iden zusammengesetzten Idioplasmen zweier Individuen erblickt. Die Amphimixis der Einzelligen kann sich hierin von der der Metazoen unmöglich unterscheiden. Etwas Anderes aber ist es, ob meine Annahme, dass es auch hier auf Neucombinirung des Idioplasmus ankomme, sich sicher stellen lässt. Man möchte dem vielleicht einwerfen, dass bei einem Protozoon die theoretische Möglichkeit, eine grosse Zahl von individuellen Variationen des Idioplasmas hervorzubringen, nutzlos sei, da ja das einzelne Thier doch nur eine der vielen möglichen Combinationen zu verwirklichen in der Lage sei. Aus der Conjugation gehen ja nur die beiden Thiere hervor, die in dieselbe eintraten; es findet keine Vermehrung derselben statt, so dass die verschiedenen durch die Reductionstheilung erzeugten Kerne etwa auch auf verschiedene Thiere vertheilt werden könnten, so wie die vier Samenzellen, welche aus einer Samen-Mutterzelle hervorgehen, vier verschiedene Idanten-Combinationen enthalten können.

Der Einwurf ist indessen leicht zu entkräften. Es verhält sich hier genau so, wie bei der Eibildung der Metazoen. Wie dort aus jeder Ei-Mutterzelle nur ein Ei mit nur einer Idanten-Combination hervorgehen kann, während die übrigen drei Combinationen in den Richtungszellen zu Grunde gehen, so ist dies auch hier; die übrigen Enkelkerne

des Micronucleus lösen sich auf, nur einer bleibt erhalten. Bedeutung gewinnt der Vorgang erst dadurch, dass Hunderte und Tausende von Ei-Mutterzellen von genau der gleichen Idanten-Combination diesem Neugruppirungs-Vorgang der Idanten unterworfen werden. Dies verhält sich aber bei den Infusorien ganz ebenso, denn auch hier enthalten Hunderte und Tausende von Thieren genau dieselbe Combination, alle diejenigen nämlich, die von demselben aus der Conjugation hervorgegangenen Vorfahren abstammen. Wie die sämmtlichen Eizellen einer Mutter identisches Keimplasma enthalten würden, falls sie nicht vor ihrer völligen Reife die Reductionstheilungen durchmachten, so würden auch alle Nachkommen eines aus der Conjugation hervorgegangenen Infusoriums dieselbe Idanten-Combination enthalten müssen, wenn nicht mehrfache Reductionstheilungen der Bildung der Copulationskerne vorhergingen. Mannichfaltigkeit in der individuellen Färbung der Vererbungssubstanz ist es also, was durch diese Theilungen bewirkt wird.

Tiefere Bedeutung der Conjugation.

Dass die tiefere Bedeutung der Conjugation mit der von der geschlechtlichen Fortpflanzung zusammenfällt, kann wohl heute von Niemandem mehr bestritten werden. In beiden Fällen erscheint der Vorgang als Kern-Copulation und zwar als die Verbindung zweier „Halbkerne“, wenn man so sagen will, zu einem Ganzkern, d. h. zweier Kerne, welche nur die halbe Masse von Vererbungssubstanz (Idioplasma) und auch nur die halbe Zahl indi-

vidueller Vererbungs-Einheiten oder Ide enthalten, und es wird durch ihre Vereinigung ein neuer Kern gebildet, der wieder die der betreffenden Art normale Menge von Vererbungsubsstanz und von Iden enthält. Dies ist meine Auffassnng des Befruchtungsvorganges bei den Vielzelligen gewesen, die ich jetzt, wo wir durch Manpas die lange schon geahnte und halb schon beobachtete Kernvermischnng bei der Conjugation zur Thatsache erhoben sehen, auf die Einzelligen übertrage. Wer meine Ide nicht annimmt, wird sich darauf beschränken müssen, zu sagen, dass die Kernverbindung bei der Conjugatiou und bei der Befruchtung zwei individuell verschiedene Vererbnngssnbstanzen oder Idioplasmen zu gleichen Mengen miteinander zn einem neuen Kern vereinige.

Die schon im Jahre 1873 von mir ausgesprochene, später aber von Strasburger, O. Hertwig und mir begründete Lehre von der Weseusgleichheit der weiblichen und männlichen Befruchtungszellen kann jetzt mit voller Sicherheit auf die Conjugation übertragen werdeu, wie denn auch Maupas bereits die beiden Copnlationskerne als im Wesentlichen gleich bezeichnet hat. Sie sind dies sicherlich, insofern sie nicht den tiefen Gegensatz enthalten, wie man ihn als das „männliche und das weibliche Princip“ für die Ei- und Samenzelle annahm.

Wenn wir nns nun vorstellen dürfen, dass die in gleicher Weise bei Infusorien und Metazoen auftretende „Kernsnbstanz“ in beiden Fällen auch die gleiche Bedeutung hat, dann werden wir — wie es oben schon geschehen ist — den Schlnss ziehen dürfen, dass es sich bei der Conjugation wie bei der Befruchtung im Wesentlichen um eine Vermischung

der Vererbungstendenzen zweier Individuen handelt.

Als ich seinerzeit die Ansicht entwickelte, nach welcher der letzte Sinn und die eigentliche Ursache des Vorhandenseins einer geschlechtlichen Fortpflanzung eben in dieser stets wieder von Neuem sich wiederholenden Vermischung der Vererbungs-Tendenzen verschiedner Individuen beruht, stellte ich ganz allgemein die Metazoen und Metaphyten den Protozoen und Protophyten gegenüber. Ich machte geltend, dass bei Ersteren, den Vielzelligen, die Hauptquelle, welche Variabilität erzeugt, nämlich die den Körper verändernden äussern Einflüsse, Gebrauch und Nichtgebrauch mit eingeschlossen, keinen Werth für die die Arten umwandelnden Selectionsprozesse haben könnten, weil sie somatogene Veränderungen seien und als solche nicht vererbt werden könnten. Vererbt können nur die im Keimplasma liegenden Anlagen werden, diese aber werden durch jene äussern Agentien entweder gar nicht berührt, oder doch nicht oder nur selten in der den bewirkten somatogenen Veränderungen correspondirenden Weise verändert. Obgleich ich natürlich das Keimplasma selbst als nicht durchaus unveränderlich den äusseren Einwirkungen gegenüber annahm, so lehrt doch die ungemeine Zähigkeit der Vererbung, dass diese Veränderlichkeit eine geringe und in unmerklich kleinen Schritten erfolgende sein muss. Sie könnte wohl die Quelle zur allmäligen Abänderung aller Individuen einer Art werden, wenn dieselben lange Generationsfolgen hindurch von den gleichen verändernden Einflüssen getroffen werden, nicht aber die Quelle der stets hin und her schwankenden, in tausend und aber tausenden von Combinationen wechselnden individuellen

Abweichungen. Grade diese proteusartige individuelle Variabilität aber ist die unentbehrliche Voraussetzung aller Selectionsprozesse, und die stete Vermischung der individuellen Vererbungstendenzen, wie sie durch geschlechtliche Fortpflanzung gesetzt wird, schien mir die Quelle dieser Variabilität. Ich bin heute wenn möglich noch mehr von der Richtigkeit dieser Ansicht überzeugt, und ich möchte sie nach einer Seite hin noch erweitern.

Ich stellte damals die „Einzelligen" als diejenigen Lebewesen hin, bei welchen äussere Einflüsse direct schon vererbbare Abweichungen hervorbringen könnten, da ja die Fortpflanzung durch Zweitheilung der Zelle erfolgt und Veränderungen, die die Zelle erlitten hat, sich auf die beiden Theilhälften von selbst übertragen müssen. Ich führte als Beispiel ein Moner im Sinne Häckel's an, d. h. also ein kernloses Wesen. Ich vermied es damals absichtlich, auf die mit Kern versehenen eigentlichen „Einzelligen" einzugehen, weil es mir zunächst nur darauf ankam, dem allgemeinen Gedanken, dass die geschlechtliche Fortpflanzung da sei, um die individuelle Variabilität herzustellen, Eingang zu verschaffen. Ich war mir aber wohl bewusst, dass bei den mit Kern versehenen Einzelligen, vor Allem bei den innerhalb ihrer Schranke der Einzelligkeit so überaus hoch differenzirten Infusorien, eine so einfache Uebertragung erworbener Eigenschaften wohl kaum anzunehmen sei. Heute, wo wir den Vorgang der Conjugation in seinen wesentlichsten Zügen sicher kennen, mag es gestattet sein, dieser Frage etwas näher zu treten.

Schon allein die heute erkannte Thatsache, dass die Con-

jugation der Infusorien eine Vermischung der Kernsubstanzen zweier Individuen ist, lässt schliessen, dass bei ihnen in derselben Art und Weise, wie dies bei den Keimzellen der Metazoen nachgewiesenermassen der Fall ist, die gesammte Individualität der Zelle, also auch des Zellkörpers in dieser Kernsubstanz als Anlage oder Vererbungstendenz enthalten ist. Die Nussbaum'schen Versuche über künstliche Theilbarkeit der Infusorien und diejenigen von Gruber, letztere auf meine Veranlassung im Freiburger zoologischen Institut ausgeführt, beweisen, dass der Kern die Wiederherstellung des verstümmelten Thieres leitet, dass in ihm also das Wesen des ganzen Organismus mit allen seinen Einzelheiten in irgend einer Weise enthalten sein muss. Wir werden uns also vorzustellen haben, dass alle Variationen, welche in Folge äusserer Einflüsse am Infusorium eintreten, nur dann auf die Theilsprösslinge übertragen werden können, wenn sie von correspondirenden Abänderungen der Kernsubstanz begleitet sind, oder mit andern Worten: wir gewinnen die Ueberzeugung, dass auch hier eine Vererbung „somatogener" Abänderungen im Allgemeinen nicht stattfindet, nämlich eben nur dann, wenn dieselbe von entsprechenden blastogenen Veränderungen begleitet sind. Beide Ausdrücke sind hier nur in übertragenem Sinn anwendbar; dem „Soma" der Metazoen entspricht der Zellkörper, dem „Keim" die Kernsubstanz. Die abgerissene Borste eines Infusoriums tritt bei den Theilsprösslingen desselben wieder auf, weil die Anlage dazu in der Kernsubstanz desselben enthalten ist; Verstümmelungen werden also hier so wenig als bei den Metazoen vererbt werden. Aber nicht nur alle Verletzungen des Zellkörpers eines Infusoriums werden nicht von correspondirenden

Abänderungen der Kernsubstanz begleitet und können sich deshalb nicht vererben, sondern es erscheint auch sehr fraglich, ob die Veränderungen, welche Gebrauch und Nichtgebrauch etwa setzen mögen, mehr vererbbar sind, als dies bei den Metazoen der Fall ist. Directe Beobachtungen darüber, dass der stärkere Gebrauch gewisser Cilien eines Infusoriums, wie er durch eine gewisse neue Art der Ernährung oder durch den Zwang gegen stärkere Wasserströmungen anzukämpfen, etwa gesetzt werden könnte, liegen nicht vor, aber man wird nicht zweifeln dürfen, dass bei diesen kleinen und relativ einfachen Organismen functionelle Hypertrophie und Atrophie ganz dieselbe Rolle spielen, wie bei den grossen und relativ sehr viel complicirteren Metazoen. Ich erinnere an die vortrefflichen Darlegungen, welche Wilhelm Roux seinerzeit in Bezug auf hohe Organismen darüber gegeben hat. Wenn nun also gewisse Wimpern eines Infusoriums durch verstärkte Functionirung grösser würden, wie sollen wir uns vorstellen, dass sich diese Abänderung auf die im Kern residirende Vererbungssubstanz überträgt? Der Weg dahin ist allerdings nicht so weit, als z. B. der vom Gehirn oder den Fingermuskeln eines Menschen zu seinen Generationszellen, aber Entfernung ist wie jede Grösse ein relativer Begriff, und es fragt sich nur, ob für uns irgend ein Grund ersichtlich ist, der zu der Annahme berechtigt, das verstärkte Wachsthum der betreffenden Cilie verursache eine correspondirende Veränderung in der Kernsubstanz des Thieres Ist das aber nicht der Fall, so ist eine Vererbung dieser „erworbenen“ Veränderung hier ebenso unmöglich, als sie es beim Menschen ist. Denn wie sollte z. B. eine Verstärkung etwa der adoralen Wimperzone eines Stentor sich auf seine

beiden Theilsprösslinge übertragen, da der hintere derselben einen ganz neuen Mund bilden muss? Man wird mich darauf verweisen, dass R. Hertwig beobachtet zu haben glaubt, dass der Mund des hintern Thiers durch „Knospung" vom vordern aus entsteht, allein die künstliche Quertheilung des Stentor, wie sie Gruber ausgeführt hat, beweist, dass die Mundbildung des hintern Theilstücks von der Anwesenheit des primären Mundes nicht bedingt wird, sondern auch unabhängig davon geschehen kann, wenn nur ein Stück des Kerns in das Theilstück übergegangen ist.

Ich glaube deshalb, dass wir bei diesen höchst differenzirten Protozoen ganz wie bei den Metazoen eine Vererbung „erworbener" Abänderungen bestreiten und uns vorstellen müssen, dass auch hier die phyletischen Umbildungsprozesse vom „Keimplasma" ausgehen, d. h. also hier vom Idioplasma des Kerns.

Nun verstehen wir auch, warum die Natur bei diesen Thieren schon einen so hohen Werth auf die periodische Vermischung der Kernsubstanzen je zweier Individuen legt, warum sie überhaupt hier schon die Amphimixis eingeführt hat. Es kommt offenbar auch hier schon darauf an, ein stets wechselndes Material an Combinationen individueller Charaktere dem Prozess der Naturzüchtung darzubieten.

Amphimixis bei allen Einzelligen.

Man wird diesen Gedankengang noch weiter abwärts fortsetzen und fragen dürfen, ob nicht etwa alle wirklich einzelligen Organismen, d. h. alle diejenigen, bei welchen der Gegensatz von Zellkern und Zellkörper vorhanden ist, in

derselben Weise zu beurtheilen sind. Man wird dieser Folgerung kaum ausweichen können, vorausgesetzt dass der Zellkern überall im Wesentlichen dieselbe Bedentung hat. Daran wird aber kaum zu zweifeln sein. Enthält er aber in der That auch bei den scheinbar formlosen niedersten Einzelligen die das Ganze, also auch den Zellkörper beherrschende und bestimmende Substanz, dann wird auch hier alle dauernde und daher vererbbare Variation des Zellkörpers wie des Kerns nur von dieser Kernsubstanz ausgehen können, und directe Veränderungen des Zellkörpers, wenn sie nur durch äussere Einwirkungen hervorgerufen wurden, werden so wenig erblich sein können, als es Substanzverluste des Infusorienkörpers sind. Auch Veränderungen in der Molekularstructur des Zellkörpers, wie man sie sich etwa eintretend denken kann durch stärkere Functionirung desselben in einer bestimmten Richtung, z. B. durch energischeres Kriechen einer Amöbe, wird zwar vielleicht direkt auf die Theilsprösslinge übergehen, wird aber wieder verschwinden, wenn die Ursache aufhört, welche die Verstärkung des Kriechens nothwendig machte.

Ich möchte deshalb meinen früheren Satz, dass die „Einzelligen" der Urquell der individuellen Ungleichheit seien, in dem Sinne, dass bei ihnen jede durch äussere Einflüsse oder durch Gebrauch und Nichtgebrauch hervorgerufene Abänderung erblich sein müsse, um eine Stufe weiter gegen den Anfang des Lebens hin zurückschieben und sagen, dass nur solche niedersten Organismen, welche noch keine Differenzirung in Kern und Zellkörper besitzen, in dieser Weise auf äussere Einflüsse reagiren werden. Bei ihnen müssen in der That Variationen, welche einmal entstanden sind, einerlei aus welcher Ursache, auch vererbt werden, und die

individuelle erbliche Variabilität wird also bei ihnen direct durch die Einflüsse der Aussenwelt entstehen. Blosse Substanzverluste aber werden auch hier nicht unter den Begriff der individuellen Variation zu bringen sein und werden bei diesen einfachsten Wesen ebenso gut durch Regeneration ersetzt werden, als bei den Einzelligen. Wenigstens scheint mir kein Widerspruch darin zu liegen, dass die Molekularstructur eines solchen „Moners“, auch ohne dass ein Kern als leitendes Organ vorhanden ist, dennoch eine bestimmte äussere Gestalt und Grösse potentia in sich enthalte und nach Defecten aus sich heraus wieder anstrebe. Wachsthum und Theilung sind ja selbst der Ausfluss einer solchen in der Molekularstructur z. B. eines Bacteriums begründeten Tendenz. Bei gänzlich formlosen niedersten Wesen, deren Grösse unbestimmt ist, wie wir sie zwar nicht kennen, aber wohl als Anfangsstufen organischen Lebens annehmen müssen, [1]) fällt diese ganze Frage überhaupt fort.

Es ist interessant, dass der Kern von diesen Gesichtspunkten aus noch in einem neuen Lichte erscheint. Durch Vermittelung der Conjugation und Befruchtung wird er zu einem Organ für Erhaltung, stete Erneuerung und Umformung der individuellen erblichen Variabilität. Daneben aber spielt er auch noch die Rolle, den Körper vor allzu starker Einwirkung verändernder äusserer Einflüsse zu schützen, indem er ihr Erblichwerden verhindert, nicht activ, sondern nur dadurch, dass nicht jede äussere Einwirkung auch die Kernsubstanz in correspondirender Weise verändert, diese aber bei jeder

[1]) Siehe: Nägeli, „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“, München 1884.

Theilung den alten Zustand des Zellkörpers, wie er als Anlage in ihr enthalten ist, wieder herzustellen bestrebt ist. Er erscheint somit zugleich als conservatives und als progressives Element, ganz wie wir das nach meiner Ansicht auch für die Sexualzellen der höheren Bionten früher schon behaupten durften. Conservativ wirken die Generationszellen, indem sie mit unglaublicher Zähigkeit die einmal in ihnen liegenden Vererbungstendenzen festhalten, und vor Allem Alles abweisen, was an Veränderungen am Soma durch äussere Einwirkungen auftritt; progressiv aber wirken sie durch die Amphimixis, die periodische Vermischung der Vererbungsanlagen je zweier Keimzellen, welche, wie wir gesehen haben, zugleich von einer Beseitigung des einen Theils dieser Anlagen und von einer Neu-Combinirung des andern derselben auf beiden elterlichen Seiten begleitet wird.

Wenn nun meine Auffassung von der Bedeutung der Conjugation, wie der Amphimixis überhaupt, richtig ist, dann werden wir erwarten müssen, dass alle Einzelligen sie besitzen, dass sie also auch bei den zahlreichen niederen Formen derselben aufgefunden werden wird, bei denen sie bisher noch nicht beobachtet wurde. Es ist aber auch keineswegs a priori auszuschliessen, dass bei Kernlosen, also bei Moneren nicht auch eine Conjugation in Form einer Verschmelzung zweier Individuen vorkommen könne, ja es möchte vielleicht grade hier die Verschmelzung zweier ganzer Bionten behufs Vermischung der Charaktere zuerst ihren Anfang genommen haben. Man kennt ja auch von gewissen Bacillariaceen eine Conjugation, und wenn es auch für jetzt noch nicht unzweifelhaft sicher ist, ob die betreffenden Arten, z. B. Cocconeis pediculus, wirklich kernlos sind, so deutet

doch Manches im Verlauf des Prozesses darauf hin, dass hier die ganze Masse des Bion das copulirende Idioplasma enthält; so vor Allem die Kleinheit der copulirenden Individuen, welche den Vergleich mit der Reductionstheilung der Kerne behufs Amphimixis nahe legt. Ich glaube deshalb auch nicht, dass man mit Maupas die Conjugation ganz allgemein als eine Kerncopulation bezeichnen sollte.

Verjüngungs- und Vermischungs-Theorie.

Die tiefere Bedeutung jeder Form der Amphimixis, heisse sie Conjugation, Befruchtung oder sonstwie, liegt also nach meiner Auffassung in der Schaffung derjenigen individuellen erblichen Variabilität, wie sie für das Zustandekommen von Selectionsprozessen erforderlich oder doch am günstigsten ist und wie sie durch die periodische Vermischung zweier individuell verschiedener Vererbungssubstanzen gesetzt wird.

Dass eine solche Vermischung die nächste Folge der Amphimixis ist, kann heute überhaupt nicht mehr in Abrede gestellt werden, und vielleicht wird sich bald die Ueberzeugung Bahn brechen, dass auch die Folgen derselben wirklich eine derartige Variabilität sein muss. Es ist aber bekannt, dass viele Forscher, ja wohl die Meisten, die sich überhaupt darüber ausgesprochen haben, der Ansicht sind, dass diese Vermischung zweier Vererbungssubstanzen doch nicht der eigentliche Zweck der Amphimixis, nicht ihre letzte und wichtigste Folge sei, nicht der Grund, aus dem sie überhaupt in die Organismenwelt eingeführt worden ist. Offenbar könnte ja auch meine Ansicht von der Variabilität

erzeugenden Wirkung der Amphimixis richtig sein, ohne doch das Wesen der Befruchtung oder der Conjugation schon zu erschöpfen. Was ich als die Hauptwirkung derselben ansehe, könnte nur eine Nebenwirkung sein, und die eigentliche Bedeutung dieser Vorgänge könnte in einer von mir verkannten oder übersehenen Folge dieser Vorgänge liegen.

Man weiss, dass von jeher bis zu unsern Tagen die Befruchtung als ein Belebungsvorgang aufgefasst worden ist, ohne den die Entwicklung des Eies überhaupt nicht stattfinden kann, oder doch nur „ausnahmsweise". Ich will nicht wiederholen, was schon im ersten Theil dieser Schrift über diese Ansicht gesagt wurde, auch ihre allmäligen Wandlungen nicht verfolgen, wohl aber möchte ich hier die Stütze, welche sie von jeher und in unsern Tagen wieder aufs Neue aus dem Vorgang der Conjugation entnehmen zu können meint, einer Prüfung unterziehen.

Maupas, der vortreffliche Erforscher der Lebensvorgänge der Infusorien, denkt sich die Wirkung der Conjugation derart, dass durch dieselbe die Fortdauer der Art gesichert werde, sie theile den Thieren die Eigenschaft mit, „de renouveler et rajeunir les sources de la vie". Also Verjüngung wäre die tiefste Bedeutung der Conjugation, wie solches schon früher von Bütschli, Engelmann, Hensen und E. van Beneden, ganz kürzlich noch von R. Hertwig theils blos für Conjugation, theils für Befruchtung, oder für Beides angenommen worden war. Auch Maupas betrachtet die beiden Vorgänge als im Wesentlichen gleich und fasst sie also beide als „Verjüngung" des Lebens, welches ohne ihr Dazwischentreten früher oder später erlöschen müsse. Er unterscheidet dabei scharf zwischen dieser etwas mystischen

Verjüngung und jener, welche in der Erneuerung vieler äusserer Theile des Thieres besteht, des Mundes, der Borsten und Wimpern u. s. w. Eine solche Regeneration ist zwar thatsächlich mit der Conjugation verbunden, allein sie kommt auch bei jeder Theilung des Infusoriums vor und kann deshalb nicht der Grund des Conjugations-Vorgangs sein. Die „Verjüngung", welche Maupas als das Wesen der Conjugation betrachtet, ist etwas ganz Anderes und wird sich kaum anders bezeichnen lassen, denn als „Erneuerung der Lebenskraft", den Ausdruck im Sinne der früheren Naturphilosophen gebraucht. Alle andern Auslegungen dieser „Verjüngung", die man versucht hat, sind unklar und unbefriedigend. Ob nun das Zurückgreifen auf eine besondere „Lebenskraft" sich mit unsrer heutigen Physiologie verträgt, darf wohl bezweifelt werden. Allerdings hat es ja zu keiner Zeit an Vertheidigern derselben ganz gefehlt, und noch in neuester Zeit hat ein geistreicher Physiologe, Bunge, die alte Lebenskraft — allerdings mit vieler Reserve — wieder auf den Schild gehoben. In jedem Falle würde dieselbe erst dann angenommen werden dürfen, wenn sich herausstellen sollte, dass die Lebenserscheinungen ohne diese Annahme keine Aussicht haben, jemals auch nur im Princip erklärt werden zu können. Es ist ganz richtig, wenn Bunge[1]) sagt, dass wir heute noch nicht im Stande sind, irgend einen einfachen Lebensvorgang aus den bekannten chemischen und physikalischen Kräften vollständig zu erklären, aber damit ist gewiss noch lange nicht die Unerklärbarkeit desselben aus diesen Principien bewiesen. Dazu

[1]) Gustav Bunge, „Vitalismus und Mechanismus", ein Vortrag. Leipzig 1886.

kommt, dass eine Verjüngung des Lebens durch Conjugation im Sinne von Maupas Allem widerspricht, was wir sonst von den natürlichen Vorgängen wissen, wie ich dies schon in einer früheren Schrift angedeutet habe. Wieso eine nahezu erschöpfte Lebenskraft dadurch wieder auf ihre ursprüngliche Höhe gehoben werden soll, dass sie sich mit einer andern Portion derselben ebenso erschöpften Kraft verbindet, finde ich wenig begreiflich. Maupas weiss darauf nur zu erwidern, dass wir das Wesen keines „phénomène primordial" kennen, allein wenn wir auch die chemischen Prozesse, welche z. B. das Phänomen der Assimilation hervorbringen, nicht in ihrem ganzen Zusammenhang verfolgen können, weil dasselbe sehr verwickelt ist und sich seine rasch ineinander übergehenden Stadien bis jetzt nicht einzeln erkennen liessen, so folgt doch daraus keineswegs die principielle Unbegreiflichkeit des Vorgangs. Diese aber liegt, meines Erachtens, bei dem „rajennissement karyogamique" vor, von dem man weder den Ausgangspunkt, den Erschöpfungszustand der „Lebenskraft" noch den Endpunkt, ihre „Verjüngung", noch irgend etwas von den dazwischenliegenden Stadien weiss; das Ganze ist einfach ein Phantasiegebilde, hervorgegangen aus der alten, tief eingewurzelten Vorstellung von der Nothwendigkeit des Todes und der „belebenden" Wirkung der Befruchtung. Ich verzichte übrigens darauf, meine Widerlegung der Maupas'schen Ansichten auf die principielle Verwerfung des Verjüngungsgedankens zu gründen; ich bedarf dieser Stütze nicht.

Wenn wir die Frage stellen, wie kommt man überhaupt dazu, die Amphimixis als eine Erneuerung oder Verjüngung der Lebenskraft aufzu-

fassen, weshalb ist man nicht damit zufrieden, in dieser Vereinignng von zwei Kernen das zu sehen, was die Beobachtung uns lehrt, die Verbindung zweier Kernsubstanzen und somit die Vermischung zweier, individuell verschiedner Vererbungs-Anlagen? Maupas selbst gibt zu, dass dies vorliege, ja sogar, dass darin eine Beförderung der Variabilität liege, wie sie zu Selectionsprozessen erforderlich ist. Warum begnügt man sich mit diesem Resultat nicht, warnm sucht man in dem Vorgang noch mehr?

Offenbar aus keinem andern Grunde, als weil man von der altererbten Vorstellung durchdrungen ist, dass ohne „Befruchtung“ eine Entwicklung des Eies nicht stattfinden könne, dass „Befruchtung“ gleich „Belebung“ sei. Ist nun aber diese Vorstellung nicht längst durch die Thatsachen widerlegt? Wissen wir nicht, dass ein Ei sich unter Umständen auch ohne Befruchtnng entwickeln kann? und ist dies nicht in vielen Fällen, z. B. bei Apus und bei der Biene, dasselbe Ei, welches auch befruchtet werden kann? Niemand würde es eingefallen sein, in der „Befruchtung“ eine Belebung des Eies zu sehen, wenn die grosse Mehrzahl der Eier sich parthenogenetisch entwickelte und wenn die Wissenschaft zuerst die Parthenogenese, dann erst die Entwicklung mit Befruchtung kennen gelernt hätte. Man würde dann gesagt haben: es muss in der Vermischung zweier Vererbungstendenzen irgend ein Vortheil gelegen sein, der zur Einführung der Amphimixis geführt hat. Nun liegt die Sache umgekehrt; die Menschheit hat Jahrhunderte hindurch die Vermischung als die unerlässliche Vorbedingung der Entwicklung eines Sprösslings gekannt, und nun, da man findet, dass ein Ei unter Umständen sich auch ohne Befruchtung

entwickelt, kann man sich nicht von dem alten Vorurtheil los machen, dass die Vermischung eben nicht Vorbedingung der Entwicklung sei, sondern ein accessorisches Moment, das seine besondere und ganz andere Bedeutung in sich trägt. Man klammert sich an eine behauptete „Nachwirkung" des belebenden Einflusses der Befruchtung auf mehrere, auf viele Generationen, und gegen ein so unlogisches Verfahren ist auch mit Thatsachen nichts zu machen, denn die Zahl der Generationen, für welche diese Nachwirkung ausreicht, hängt ganz vom Belieben des Argumentirenden ab und wächst mit der Länge der durch Beobachtung nachgewiesenen Reihe parthenogenetischer Generationen. Auch Maupas findet die Zahl dieser Generationen, welche bei einigen „seltnen" Arten von Crustaceen und Insekten sich folgen können, durchaus ungenügend, um daraus den Schluss zu ziehen, dass diese „agamen" Generationen unbegrenzt andauern könnten. Ich glaube nun allerdings, dass sie in den meisten Fällen wirklich nicht unbegrenzt andauern, weil es eben von der Natur meist auf eine cyklische Fortpflanzung der Art abgesehen ist, auf einen regelmässigen Wechsel von Parthenogenese und geschlechtlicher Fortpflanzung. Nun gibt es aber doch Arten, wie die zu meinen Versuchen benutzte Cypris reptans (siehe: Theil II dieser Schrift), bei welcher zweifellos ein solcher Cyklus nicht mehr existirt und bei welcher Parthenogenese ununterbrochen andauert. Vierzig Generationen, die ich ungefähr beobachtet habe, sind zwar noch keine endlose Reihe, aber ein Cyklus, der erst nach vierzig „agamen" Generationen wieder eine sexuelle brächte, ist bisher noch nicht bekannt geworden. Ob aber derartige Fälle selten, wie Maupas meint, oder häufig sind, ist in Bezug

auf ihre Beweiskraft wohl gleichgültig. Ja wenn sie selbst wirklich ganz fehlten, so läge doch darin noch kein Beweis für die Verjüngungstheorie. Denn auch die Vermischungstheorie — wenn ich meine Ansicht so nennen soll — fusst auf einer arterhaltenden Wirkung der Amphimixis und lässt somit erwarten, dass die Natur überall, wo es nur immer möglich war, Amphimixis in die Fortpflanzungsgeschichte einer Art eingefügt und diese Einfügung obligatorisch gemacht haben wird. Wir könnten uns also gar nicht wundern, wenn Fälle rein agamer Fortpflanzung wirklich nicht vorkämen. Eine „Belebungs-Wirkung" der Amphimixis würde damit nicht erwiesen sein.

Umgekehrt aber beweist, wie mir scheint, ein einziger Fall fortgesetzter agamer Fortpflanzung, dass Amphimixis für die Fortdauer des Lebens nicht unerlässlich sein kann.

Wenn aber auch nicht unerlässlich, so zeigt doch eben die Seltenheit rein agamer Fortpflanzung, dass sie eine allgemeine und deshalb auch tiefe Bedeutung haben muss. Ihr Vortheil kann sich nicht blos auf das einzelne Bion beziehen, denn dies kann auch auf „agamem" Weg entstehen, ohne dadurch irgend etwas an Lebensenergie einzubüssen, es muss also ein Vortheil sein, der sich auf Art-Erhaltung und Art-Veränderung bezieht. Nehmen wir nun einmal an, die Amphimixis gewähre einen solchen Vortheil, der natürlich um so grösser sein wird, je öfter im Laufe der Generationen Amphimixis eintritt, und fragen wir darauf hin: wie würde die Natur es am besten anzufangen haben, um dieser Amphimixis die möglichst grosse Verbreitung in der Organismenwelt zu geben?

Die Antwort darauf möchte etwa folgendermassen lauten:

In Bezug auf die vielzelligen Pflanzen und Thiere würde die Vermehrung durch Knospung und Theilung ihrer grossen Vortheile halber zwar beibehalten werden können, aber stets nur auf eine kürzere oder längere Reihe von Generationen. Da aber die geforderte Amphimixis nur dann ausführbar ist, wenn sämmtliche Vererbungs-Anlagen des Individuums in einer einzigen Zelle und zwar in deren Kern concentrirt werden, so musste die Einrichtung der Fortpflanzung durch einzellige Keime getroffen und die Amphimixis mit der Fortpflanzung verknüpft werden. Es ist meiner Erinnerung nach noch niemals hervorgehoben worden, dass die Ontogenese der Metazoen und, soviel ich sehe, auch der Metaphyten in erster Linie auf der Nothwendigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung oder besser auf der von einzelligen Keimen beruht. Nur deshalb, weil sämmtliche Vererbungs-Anlagen eines Thieres in einer Zelle concentrirt werden müssen, müssen diese Anlagen auch entwickelt und in der ungefähren Reihenfolge ihrer phyletischen Entstehung als Entwicklungsstadien durchlaufen werden. Wohl gibt es ja ausser den zur geschlechtlichen Fortpflanzung bestimmten Keimen auch noch andere einzellige Keime, Sporen u. s. w., und es liegt auf der Hand, dass die Einzelligkeit der Keime noch andere Vortheile mit sich bringt, als den, die Amphimixis zu ermöglichen, allein keiner dieser einzelligen agamen Keime hat auch nur annähernd die allgemeine Verbreitung wie die Geschlechtszellen, und der Ursprung und das allgemeine Vorkommen der einzelligen Keime ist daher wohl gewiss bei diesen zu suchen.

Ich habe früher gezeigt, wie die Geschlechtszellen, nachdem sie zum ersten Mal von der Natur eingerichtet worden waren, etwa bei einfachen Zellcolonien wie die heute noch

lebende Pandorina, nach einer verhältnissmässig geringen Anzahl von Generationen geschlechtlicher Fortpflanzung schon zur Einrichtung der Reductionstheilung des Kerns kommen mussten, weil sonst durch die periodisch sich wiederholende Vereinigung der Kernsubstanz verschiedener Individuen eine stete Verdopplung der Einheiten dieser Substanz hätte eintreten müssen. Diese Reductionstheilung, welche jetzt für beide Geschlechtszellen der Metazoen sicher nachgewiesen ist, hat aber noch eine andere Seite.

Wir gingen von dem Satz aus, dass die Natur es auf möglichst allgemeine Durchführung der Amphimixis abgesehen habe. *Wie konnte sie dies besser erreichen, als indem sie die einzelligen Keime unfähig machte, sich allein für sich zu entwickeln?*

Allerdings sind die männlichen Keimzellen durch ihre speciellen Anpassungen an ihren Beruf, die Eizelle aufzusuchen und sich in sie einzubohren, meistens schon so schlecht mit Nährstoffen ausgerüstet, dass eine selbstständige Entwicklung derselben zu einem neuen Bion ohnehin unmöglich wäre, aber bei der Eizelle ist dies anders, und dieser wird die Entwicklungsfähigkeit dadurch genommen, dass die Reductionstheilung ihr die Hälfte ihres Keimplasmas entführt.

Wie verhält es sich nun bei den Einzelligen? Auch hier soll — unserer Voraussetzung nach — periodische Amphimixis von der Natur gesichert werden. Dafür wird es unerlässlich sein, dass wie bei Metazoen und Metaphyten dafür gesorgt werde, dass die zur Copulation bestimmten Thiere zu gewissen Perioden sich paarweise anziehen, dass ihre Kerne in denjenigen Zustand versetzt werden, in welchem sie zur Copulation am geeignetsten sind, d. h. dass sie an Masse

verringert, an Vererbungs-Einheiten (Iden) auf die Hälfte reducirt werden. Alles dies geschieht wirklich. Aber es genügt noch nicht, um den Erfolg völlig zu sichern, denn die Versuche von Maupas lehren, dass trotzdem die Conjugation auch ausbleiben kann. Der Zustand der Brunst, in welchem die Infusorien einander aufsuchen, um sich paarweise zu verbinden, tritt zwar unter gewissen äussern Verhältnissen zu bestimmter Zeit ein, bleibt aber aus, wenn die äussern Verhältnisse dafür nicht günstig sind, und dann erlischt nach einiger Zeit die Fähigkeit zur Conjugation der betreffenden Colonie vollkommen. Ich nehme die Maupas'schen Beobachtungen als richtig und übe an ihnen keinerlei Kritik, aber aus seinen eignen Beobachtungen scheint mir hervorzugehen, dass seine Deutungen dieser Thatsache durchaus irrig sind, wenn er meint, damit die Verjüngungstheorie stützen zu können. Solche Colonien nämlich, welche die richtige Zeit zur Conjugation verpasst haben, sterben dann nach und nach aus, Maupas meint, sie stürben eines „natürlichen" Todes in Folge von Altersschwäche. Er glaubt damit einen „physiologischen" Tod für die Einzelligen nachgewiesen und meinen Ausspruch von der potentiellen Unsterblichkeit derselben widerlegt zu haben.

Aber ich glaube, die von ihm beigebrachten Thatsachen sind noch einer andern und richtigeren Auslegung fähig.

Denn was geschieht, wenn eine Colonie den günstigen Zeitpunkt zur Conjugation verpasst und dadurch die Fähigkeit dazu verloren hat? Dasselbe, was bei der Eizelle geschieht, welche die Reife erreicht und ihre Richtungskörper ausgestossen hat — sie verlieren ihre Entwicklungsfähigkeit und gehen zu Grunde. Dies wird,

so möchte ich vermuthen, in beiden Fällen auch dieselbe Ursache haben: *die Reduction der Kernsubstanz*, bei den Infusorien also der Substanz des Micronucleus. Das Ei geht zu Grunde, weil seine Kernsubstanz zur Leitung der Ontogenese nicht ausreicht und weil sie ebenso wenig zur Erhaltung des Eies eingerichtet ist; das Infusorium geht zu Grunde, weil sein Macronucleus periodisch erneuert werden muss und weil dies nicht geschehen kann, wenn der Micronucleus zu Grunde geht. Dieser aber geht früher oder später thatsächlich zu Grunde, wie *Maupas* uns berichtet, falls die richtige Zeit zur Conjugation verpasst wird.

Fragt man nun, wie es komme, dass dieser Micronucleus schwindet, wenn Conjugation ausbleibt, so antwortet *Maupas*: die nothwendige Verjüngung des Thiers ist unterblieben, es verfällt dem Greisenalter (sénéscence) und schliesslich seinem „*natürlichen*“ *Tode*. Ich kann dem nicht zustimmen. Die bedeutsamen innern Veränderungen, welche bei der Conjugation erfolgen, sind offenbar von langer Hand her vorbereitet, und Thiere, welche sich zur Conjugation gedrängt fühlen, besitzen bereits innere Zustände des Micro- und des Macronucleus, welche zu tiefen Veränderungen des einen oder des andern, oder beider früher oder später führen müssen, mag nun Conjugation eintreten, oder ausbleiben. Diese Veränderungen aber werden in beiden Fällen im Wesentlichen dieselben sein: Zerfall des Macro-, Zertheilung des Micronucleus. Nur eins erfolgt nicht: die Copulation mit dem Kern eines andern Individuums. Nun wissen wir ja aber, dass die Theilungsproducte des Micronucleus sich alle auflösen bis auf den *einen*, der die beiden Copulationskerne liefert, und dass dieser *eine* immer derjenige ist, welcher der Verbin-

dungsbrücke zwischen beiden gepaarten Thieren am nächsten liegt. Wenn es nun also der Einfluss des andern Paarlings ist, der diesen einen Enkelkern befähigt sich weiter zu entwickeln, so wird man schliessen dürfen, dass bei Ausbleiben der Conjugation auch dieser sich auflöst. Darin aber scheint mir die Ursache zu liegen, welche bewirkt, dass in den Nachkommen eines derartig veränderten Thieres die Lebensenergie sich abschwächt und schliesslich ganz aufhört. Es ist die gleiche Sache, wie beim Ei; die „Reifungsvorgänge", wie sie die Befruchtung einleiten, setzen derartige Veränderungen, dass dadurch das Weiterleben der Eizelle ausgeschlossen ist, es sei denn sie werde befruchtet.

Maupas wird mir antworten, es sei nicht erwiesen, dass derartige Veränderungen einträten, falls Conjugation ausbleibt, er habe sie an seinen an der Conjugation verhinderten Infusorien nie beobachtet. Er hat sie eben als Alters-Erscheinungen aufgefasst; jetzt aber wird es die nächste Aufgabe sein, genau zu verfolgen, welche Veränderungen an Macro- und Micronucleus eintreten, wenn die Colonie an der Conjugation verhindert wird. Die Untersuchung wird schwierig sein, da sie sich über zahlreiche Generationen von Thieren erstrecken muss, und da das Ende der Conjugationsperiode nicht mit Sicherheit im Voraus zu bestimmen ist und auch nach den Beobachtungen von Maupas nicht gleichzeitig bei allen Thieren einer Colonie eintritt.

Es ist nicht durchaus nöthig, dass die Veränderungen solcher an der Conjugation verhinderter Thiere genau in derselben Weise und denselben Schritten erfolge, wie sie bei conjugirten Thieren erfolgt. Dies ist sogar a priori sehr unwahrscheinlich. Denn man muss nicht vergessen, dass die

Conjugationsperiode sich über viele Generationen hinzieht, während derer sich die inneren Zustände, die die Conjugation herbeiführen sollen, allmälig ausbilden, ihren Höhepunkt erreichen und sich wieder verlieren. Gelangt ein Thier noch rechtzeitig zur Conjugation, dann nehmen auch die längst vorbereiteten Reifungsvorgänge noch ihren normalen Verlauf, wird aber diese Periode verpasst, dann wird die ganze weitere Entwicklung eben eine abnormale; das Thier vermehrt sich noch immer weiter, oft noch hundert Mal und mehr, aber es ist von dem ihm vorgezeichneten Wege der normalen Entwicklung abgewichen, seine Kerne entarten, bald der Macro- bald der Micronucleus zuerst, und zuletzt kann weder die Assimilation noch auch selbst die vollkommne Ausbildung der Körperform aufrecht erhalten werden, und ein Thier nach dem andern stirbt aus. Die Unregelmässigkeit in der Folge dieser Erscheinungen, wie sie Maupas beschreibt, deutet schon darauf hin, dass ein abnormaler Prozess hier vorliegt.

Gibt es einen natürlichen Tod bei den Einzelligen?

Was könnte uns nun veranlassen, diesen Vorgang dem normalen Tod der Metazoen gleich zu stellen? Doch wohl nur die überkommene Meinung, es müsse überall einen normalen „physiologischen" Tod geben. Man übersieht dabei, dass die Conjugation für das Infusorium die Norm ist, ein Vorgang, der in seiner periodischen Wiederkehr von der Natur vorgesehen und auf welchen die ganze Lebensmechanik des Infusoriums gewissermassen berechnet ist. Die Natur will die Amphimixis und erzwingt sie eben durch jene innern Umwandlungen, welche die Thiere zur Paarung

treiben und welche sie so verändern, dass sie beim künstlichen Verhindern der Conjugation nach und nach zum Leben unfähig werden. Es ist — wie eben schon hervorgehoben wurde — genau dasselbe, wie das Ausbleiben der Befruchtung. Die Samenzelle, welche nicht zur Vereinigung mit der Eizelle gelangt, geht zu Grunde. Wenn Jemand Freude daran hat, unsere kaum erst etwas geklärten Vorstellungen von Neuem wieder zu verwirren, so kann er dies ja den „normalen Tod" der Samenzelle nennen; ich nenne es im Gegentheil einen „zufälligen" Tod, wenn ich auch wohl weiss, dass dieser unglückliche Zufall unendlich viel häufiger eintritt, als die glückliche Erreichung des der Samenzelle vorgezeichneten normalen Lebenszieles. Bei den meisten Thierarten gehen Millionen von Samenzellen zu Grunde, ehe eine einzige einmal ihr Ziel erreicht; ja grade deshalb sind ihrer ja so ungeheuer viele, weil der Weg zum Ei so schwer zu finden ist. Soll man nun dieses Zugrundegehen als etwas Normales bezeichnen, weil es häufig eintritt? ist nicht die Erreichung des Eies das normale Ziel des Lebensganges eines Samenfadens? und ist das Zugrundegehen der zahlreichen verirrten Samenzellen nicht die einfache Folge davon, dass sie auf ein längeres selbstständiges Leben nicht eingerichtet sind? dass ihre lebendige Kraft bald erschöpft ist, weil keine Vorkehrung für ihre Erneuerung durch Nahrungsaufnahme getroffen ist? Ist diese aber etwa deshalb nicht getroffen worden, weil sie nicht hätte getroffen werden können, auch wenn es wünschenswerth gewesen wäre? Ich denke, die Samenzellen haben deshalb keinen Mund und keine sonstigen Einrichtungen zu ihrer Ernährung erhalten, weil sie sie zur Erreichung des Zweckes, zu dem sie da sind, nicht brauchen, sonst aber

hätten sie auch zum Weiterleben eingerichtet werden können. Nutzlose Einrichtungen werden eben nicht getroffen. Verirrte Samenzellen haben keinen Werth mehr für die Art, sie können ruhig zu Grunde gehen, und ganz ebenso ist es bei den Infusorien, welche die Conjugation verpasst haben; sie sind werthlos für die Art, denn die Erhaltung der Art fordert periodische Kreuzung der Individuen, und dazu sind sie nicht mehr fähig. Hätten die Infusorien nicht für diese Kreuzung eingerichtet werden müssen, so würden sie ohne Amphimixis unbegrenzt weiter leben, grade so, wie ein parthenogenetisches Ei weiter lebt. Aber grade diese Veränderungen, welche das Infusorium copulationsfähig machen, entziehen ihm die Möglichkeit, ohne Conjugation unbegrenzt weiter zu leben, wie dem Ei die beiden Reductionstheilungen diese Möglichkeit entziehen. Die Parallele kann sogar noch genauer durchgeführt werden, denn wie Kupffer und Böhm [1]) an Petromyzon gezeigt haben, gibt es Thiere, deren Eier nur die erste Richtungstheilung eingehen, solange sie nicht mit einer Samenzelle in Berührung kommen, die zweite aber erst, nachdem ein Samenfaden in sie eingedrungen ist. Solche Eier behalten also, wenn sie unbefruchtet bleiben, so viel Keimplasma in sich, als sie zur Embryogenese brauchen, werden aber trotzdem unfähig zu parthenogenetischer Entwicklung. Wir wissen zur Stunde noch nicht zu sagen, auf welchen intimen Veränderungen diese Unfähigkeit beruht, soviel aber dürfen wir schliessen, dass sie eine Folge der die Amphimixis vorbereitenden Veränderungen ist. Diese Eier sind schon so vollständig auf Amphimixis eingerichtet, dass ihre Entwicklungsfähigkeit schon durch die

[1]) Böhm, „Ueber die Befruchtung des Neunaugen-Eies", Sitzgsber. d. math.-phys. Klasse d. bayr. Akad. d. Wissensch. zu München, 1887.

Vorbereitnngen dazu aufgehoben wird. Wie aber Eier, welche diese innern Veränderungen einmal eingegangen sind, nicht ewig anf dieser Stnfe stehen bleiben können, sondern sehr bald sich weiter und zwar derart verändern, dass sie nun auch zur Befruchtung nicht mehr geeignet sind und schliesslich zerfallen, grade so verhält es sich mit den Infusorien: sie werden nach Verpassung der Conjugationszeit nnfähig zur Conjugation und zuletzt auch zum Leben.

Es gäbe nur *einen* Gesichtspunkt, soviel ich sehe, von welchem aus sich das allmälige Absterben der nicht zur Conjugation gelangten Infusorien als eine Art von natürlichem Tod mit Recht auffassen liesse. Wenn es gelänge nachzuweisen, *dass dieses Zugrnndegehen auf einer speciell auf diesen Punkt gerichteten Anpassung beruhte.* Dieser Gesichtspunkt lag natürlich *Maupas* fern, der ja grade auf der alten Anschauung besteht, nach welcher der Tod ein allgemeines Attribut des Lebens und keine Anpassungserscheinung ist. Man könnte aber von meinem Standpunkt aus folgendermassen argumentiren. Conjugation sollte periodisch stattfinden, weil Kreuzung der Individuen zur Erhaltung nnd Weiterbildung der Art nothwendig ist. Wenn es nun nicht möglich war, den wirklichen Eintritt derselben für alle oder doch die grosse Mehrzahl der Thiere und der Colonien zu sichern, dann würde die Gefahr vorgelegen haben, dass nichtgekreuzte Thiere, ja nichtgekreuzte ganze Colonien die Ueberhand bekommen hätten. Um dies zu verhindern, musste den Thieren, welche nicht zur Conjugation gelangten, die unbegrenzte Lebensdauer abgeschnitten, knrz ein natürlicher Tod eingerichtet werden, und dies geschah, indem z. B. der Macro-

nucleus des Thieres so gebildet wurde, dass er sich durch den Stoffwechsel abnützte, der Micronucleus aber so, dass er durch die die Amphimixis vorbereitenden Theilungen der Auflösung anheimfallen musste . . . . oder wie immer man sich dies sonst zurechtlegen wollte.

Principiell hätte ich gegen eine solche Auffassung nichts einzuwenden, doch glaube ich kaum, dass sie richtig ist; die Analogie mit den Sexualzellen spricht gegen sie. Ich zweifle durchaus nicht daran, dass es der Natur möglich gewesen wäre, einen natürlichen Tod für die der Conjugation entgangenen Thiere einzurichten, falls dies zur Erhaltung der Art nöthig gewesen wäre, aber es scheint nicht nöthig gewesen zu sein, da solche Thiere ohnehin schon zu Grunde gehen. Schwerlich wird Jemand behaupten wollen, das Zugrundegehen einer verirrten Samenzelle beruhe auf der besonders für sie getroffenen Einrichtung eines natürlichen Todes. Sie geht offenbar im Gegentheil einfach dadurch zu Grunde, dass die für ihr Weiterleben erforderlichen Lebensbedingungen ihr versagt blieben — nämlich die Copulation mit der Eizelle. Aber auch diese Letztere stirbt aus demselben Grunde ab, wenn sie nicht befruchtet wird. Ich habe vor Jahren einmal beschrieben, wie verschieden sich die Eier zweier nächstverwandter Crustaceenarten verhalten, wenn sie keine Aussicht haben befruchtet zu werden.[1]) Wenn man ein Weibchen von Moina paradoxa, welches Wintereier in seinem Ovarium trägt, von Männchen absperrt, so legt es trotzdem seine Eier in den Brutraum ab; dort aber

---

[1]) Weismann, „Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden", Leipzig 1876—79, Abhandlung IV, „Ueber den Einfluss der Begattung auf die Erzeugung von Wintereiern".

zerfallen dieselben schon nach wenigen Stunden vollständig und werden von eindringendem Wasser fortgeschwemmt. Ganz anders bei Moina rectirostris. Hier wird das reife Winterei, welches bereit zur Ablage in den Brutraum das Ovarium des Thieres fast ganz erfüllt, nicht abgelegt, wenn nicht ein Männchen vorhanden ist und von ihm die Begattung eingeleitet wurde. Das isolirte Weibchen behält sein Ei im Ovarium, und dasselbe bleibt mehrere Tage lang scheinbar unverändert und wohl auch noch befruchtungsfähig. Dann aber verändert es sein Ansehen, verliert die gleichmässig feinkörnige Beschaffenheit, seine Fetttröpfchen und Eiweisstheilchen ballen sich zu grösseren unregelmässigen Schollen zusammen, die nun nach und nach, aber immerhin ziemlich rasch der Resorption anheimfallen. Statt des Wintereies werden nun parthenogenetische Sommereier gebildet, und man kann sagen, dass die Substanzmenge des Wintereies bei ausbleibender Begattung dem Thiere und der Art nicht verloren geht, sondern zur Bildung neuer und nicht befruchtungsbedürftiger Eier verwandt wird. Niemand wird zweifeln, dass die Gewohnheit, das Winterei erst auf den Reiz der Begattung hin abzulegen, eine Anpassung ist, aber wer möchte wagen, das Zerfallen des im Ovarium zurückbleibenden unbefruchteten Eies in diesem Sinne zu deuten? Gewiss ist dieser Zerfall zweckmässig, aber es gibt auch unbeabsichtigte Zweckmässigkeiten, und die andere Moina-Art beweist, dass wir es hier mit einer von diesen zu thun haben, denn bei dieser zerfällt das Ei im Brutraum, falls die Befruchtung ausbleibt. Das Zerfallen an und für sich ist also keine Anpassung, sondern die einfache Folge der Constitution des Eies, welches eben durch

die Vorbereitung zu der ihm bevorstehenden Befruchtung so verändert wird, dass es sich weder zum Embryo entwickeln, noch fortleben kann. Ganz ähnlich steht es — wenn ich nicht irre — mit dem Infusorium; das allmälige Entarten der nicht zur Conjugation gelangten Thiere ist wohl keine besondere Anpassung, sondern eine unmittelbare und ohne besondere Gegenmassregeln[1]) unvermeidliche Folge der zur Einleitung der Conjugation nothwendigen innern Umgestaltungen.

Es wird also auch in dem Sinne einer Anpassung zur Verhütung des Ueberhandnehmens unconjugirter Thiere nicht von einem natürlichen Tode gesprochen werden können; von einem solchen in Bezug auf „die Infusorien" im Allgemeinen könnte ohnehin nicht die Rede sein, da es ja nur die abnormerweise nicht zur Conjugation gelangten Thiere wären, für welche der natürliche Tod eingerichtet worden wäre.

Wir brauchen also überhaupt nicht darüber zu streiten, ob das Aussterben der Junggesellen unter den Infusorien eine ad hoc getroffene Anpassung ist, direct dazu eingeführt, diese gemeinschädlichen Individuen zu beseitigen, oder ob dasselbe, wie ich lieber annehmen möchte, schon von selbst erfolgt durch die auch bei ihnen eintretenden vorbereitenden Veränderungen zur Paarung. Auch in dem ersteren Falle wäre Maupas nicht damit gedient, da der von ihm be-

[1]) Bei diesen „Gegenmassregeln" denke ich an die von R. Hertwig gefundenen interessanten Thatsachen, welche von ihm als eine „Parthenogenese" der Infusorien gedeutet werden. Die Sache scheint aber noch nicht reif genug, um hier genauer erörtert zu werden. Vergl. R. Hertwig, „Ueber die Conjugation der Infusorien", München 1889.

hauptete natürliche Tod das Gegentheil einer Anpassung ist, nämlich eine primäre Eigenschaft des Lebens, die Eigenschaft, sich selbst durch sich selbst zu erschöpfen. Die Infusorien müssen sterben, so lautet seine Ansicht, sie können aber durch das Zaubermittel der Conjugation gerettet und ihr Leben wieder um eine Spanne Zeit verlängert werden.

Das ist eine Ansicht, die sich nicht eigentlich widerlegen lässt, man kann nur zeigen: *dass sie ihren Ursprung in unserer früheren mystischen Anschauung vom Leben hat und dass sie überflüssig ist.*

Wie lange schon hat man nicht die Conjugation die „geschlechtliche Fortpflanzung" der Infusorien genannt, ehe man noch das Genauere des Vorgangs kannte. Das Tertium comparationis war die Verschmelzung zweier Zellen zu *einer*, wie solche der Befruchtung und der Conjugation, wenigstens in ihrer ursprünglichen Form eigen ist. Ich habe schon seit vielen Jahren in meinen Vorlesungen hervorgehoben, dass Conjugation überhaupt keine Fortpflanzung ist, sondern viel eher das Gegentheil davon. Denn Fortpflanzung schliesst eine Vermehrung der Individuenzahl ein, mindestens doch um eins, hier aber liegt eine Verminderung vor: Zwei schmelzen zu Einem zusammen. Es hätte also schon längst geschlossen werden können, dass der Vorgang, den wir in der Conjugation und in der Befruchtung vor uns sehen, *an und für sich mit der Fortpflanzung nichts zu thun hat.* Zu dieser Erkenntniss ist *Maupas* jetzt gekommen und entwickelt sie vollkommen klar und richtig, wenn er sagt, dass die Befruchtung bei den Metazoen zwar immer mit der Fortpflanzung verknüpft ist, dass dies aber an und für sich nicht nothwendig so sein müsse

nnd dass thatsächlich bei den Infusorien die Conjugation nichts mit der Fortpflanzung zu thun habe. Die Meisten hatten bis dahin geglaubt, dass die Conjugation die erlöschende Fähigkeit znr Zweitheilnng wieder auffrische; Maupas zeigt, dass dem nicht so ist, dass nicht nur die Zweitheilung nach der Conjugation zuerst langsamer erfolgt als vorher, sondern dass Thiere, die an der Conjugation gehindert werden, lange Zeit noch fortfahren sich zu theilen.

Die Ansicht, welche er damit widerlegte, war keine durch sichere Beobachtnngcn der Wissenschaft aufgenöthigte gewesen, sondern eine von jenen Anschanungen, welche bewusst oder unbewnsst aus andern überkommenen und eingewurzelten Anschaungen übertragen werden. Die „lebenweckende" Befruchtung schien lange Zeit die Vorbedingung aller Entwicklung und Fortpflanzung zu sein. Die dem entgegenstehenden Thatsachen wirkten zunächst nicht stark genug, um diese Grundvorstellung zu erschüttern; das Vorurtheil, dass der Zauber der Befruchtung das eigentlich lebenerhaltende und lebenerweckende Princip sei, blieb bestehen, und die Thatsachen der ungeschlechtlichen und parthenogenetischen Fortpflanzung wurden mittelst irgend welcher Ausflüchte — Wirkung der Befruchtung über mehrere Generationen hinaus etc. — in das Prokrustes-Bett dieser Grundanschauung hineingezwängt.

Anch Maupas bleibt in dieser alten Grundanschaunng halb noch stecken. Obgleich er richtig erkannt hat, dass Befrnchtung und Fortpflanzung zwei ganz verschiedene, ja eigentlich entgegengesetzte Vorgänge sind, dass sie zwar verbunden sein können (bei den Metazoen), aber durchaus nicht immer verbunden sind (Protozoen), so behält er den-

noch die alte Ansicht von der das Leben erneuernden Wirkung der Amphimixis bei, nennt sie ein „rajeunissement karyogamique“ und erklärt sie für das Mittel, welches das sonst dem Tod verfallene Leben immer wieder von Neuem anfacht. Er vergisst ganz, dass diese Anschauung lediglich auf der Thatsache der Befruchtung bei den Metazoen beruht, d. h. auf der dort vorhandenen unzertrennlichen Verbindung von Befruchtung und Fortpflanzung, von welcher er selbst zeigt, dass sie bei den Protozoen fehlt. Die Consequenz dieses Fehlers, dass nämlich in diesem Fall das „post hoc“ kein „propter hoc“ ist, übersieht er und beharrt auf dem alten Standpunkte, der doch nur so lange Berechtigung hatte, als man noch glauben musste, dass neues Leben nur aus Amphimixis entstehen könne, d. h. dass Fortpflanzung stets mit Befruchtung verbunden sei.

Für mich ist — wie schon gesagt wurde — die Fähigkeit unbegrenzter Fortdauer des einmal begonnenen Lebensprozesses die eigentliche Grundeigenschaft desselben. Dieselbe fehlt nun bekanntlich so zahlreichen Lebensformen, dass man sie die längste Zeit ganz übersehen und grade die zeitliche Beschränkung des Lebens und den Eintritt des natürlichen Todes für ein alles Lebendige beherrschendes Grundgesetz gehalten hat. Ohne Zweifel ist die Fähigkeit zur Unsterblichkeit in sehr vielen Fällen grösseren und kleineren Complexen lebender Substanz verloren gegangen, und es scheint mir von Interesse, den Ursachen nachzuforschen, welche diesen Verlust herbeiführten, ihn nothwendig oder doch vortheilhaft machten.

Es sei nur kurz daran erinnert, in welcher Weise sich die Sterblichkeit der Metazoen verstehen lässt, da in früheren

Aufsätzen davon bereits gehandelt wurde und meine Ansicht darüber sich in keinem wesentlichen Theil geändert hat. Die Unsterblichkeit der Einzelligen übertrug sich bei den Metazoen und Metaphyten auf die Keimzellen, mögen diese nun geschlechtlich differenzirt, d. h. für die Amphimixis eingerichtet sein, oder nicht. In beiden Fällen besitzen sie die potentielle Unsterblichkeit, d. h. sie können unter den ihnen durch ihre Zusammensetzung vorgeschriebenen Bedingungen die Lebensbewegung ins Unbegrenzte fortsetzen. Für die geschlechtlich differenzirten Keimzellen gehört zu diesen Bedingungen die Vereinigung zweier derselben in der Amphimixis, bei den „agamen" und parthenogenetischen Keimzellen fällt diese Bedingung entweder ganz aus, oder sie braucht nur nach gewissen Perioden einmal wieder erfüllt zu werden.

Ich will nicht wiederholen, warum nach meiner Ansicht dem Soma der Metazoen die Fähigkeit unbegrenzter Fortdauer verloren gehen konnte oder musste, und warum für dasselbe der natürliche Tod eingeführt wurde, ich will nur daran erinnern, dass jede Fähigkeit nach dem Princip der Panmixie verloren gehen muss, sobald sie aufgehört hat nothwendig zu sein. Sobald aber die Differenzirung in Soma und Keimzellen, d. h. die Bildung von Metazoen und Metaphyten erfolgt war, trat dies ein; die Art konnte erhalten werden, auch ohne dass das einzelne Individuum unsterblich blieb. Ob diese Unsterblichkeit bei der hohen Differenzirung des Metazoenkörpers überhaupt noch möglich, und wenn dies, ob sie nützlich gewesen wäre, kann hier unerörtert bleiben — genug, sie war nicht nothwendig.

Bei den Protozoen war sie die unvermeidliche Vorbedingung für die Erhaltung der Arten.

Potentielle Unsterblichkeit kommt also nur den niedersten Organismen bis herauf zu den Einzelligen, und den Keimzellen der Vielzelligen zu, aber auch hier ist sie an die Erfüllung von Bedingungen geknüpft, und diese sind nicht nur die gewöhnlichen Bedingungen der Ernährung, der passenden Medien u. s. w., sondern in den meisten Fällen gesellt sich dazu noch die Bedingung der Amphimixis.

Das Auftreten der Amphimixis in der Organismenwelt.

Wenn wir nun nicht im Stande wären, irgend einen Effect der Amphimixis zu ermitteln, der uns die Allgemeinheit dieser Erscheinung verständlich machte, dann bliebe wohl nichts übrig, als die Verjüngungstheorie anzunehmen. Denn nicht nur zeigt uns die Amphimixis eine Ausbreitung über die gesammte Organismenwelt, soweit wir dieselbe genauer kennen, sondern die Gestaltung derselben ist in tiefgreifender Weise durch sie bedingt und würde ohne sie eine wesentlich andere sein.

Es wurde oben schon geltend gemacht, dass die Nothwendigkeit einer Ontogenese bei den Metazoen wesentlich auf der Nothwendigkeit der Amphimixis beruht, indem dieselbe die Concentrirung der gesammten Anlagen der Art im Kern einer einzigen Zelle zur Voraussetzung hat. Aber nicht nur alle die verschiedenen Formen der directen Ontogenese, sondern auch die verwickelten und so verschiedenartigen Formen des Generationswechsels bei Thieren und Pflanzen beruhen zum grossen und wesentlichsten Theil auf

der Nothwendigkeit, Amphimixis möglich zu machen. Ich sage: „Nothwendigkeit", weil ich Alles, was wirklich ist, auch für nothwendig halte, auch das, was wir gewöhnlich nur für nützlich erklären, denn in der Natur scheint mir das wirklich Nützliche, d. h. dasjenige, was nicht etwa nur *allein für sich gedacht*, sondern in Verbindung mit allen seinen Consequenzen nützlich ist, immer auch nothwendig zu sein. *Das Nützliche wird zum Nothwendigen, sobald es möglich ist.* In diesem Sinne wird man die Amphimixis, weil sie offenbar einen tiefen und wesentlichen Nutzen mit sich führt, für nothwendig erklären dürfen.

Wie wenig sie aber im gewöhnlichen Sinn nothwendig ist, das zeigt am besten ihre ungemein elastische Anpassungsfähigkeit.

Wäre sie wirklich eine „Verjüngung", d. h. eine Verhinderung des sonst unvermeidlichen Todes, dann müssten wir sie als einen Fundamentalvorgang ausnahmslos überall vorfinden. Dass dies nicht der Fall ist, braucht nicht erst gesagt zu werden. Am allerwenigsten dürfte ihr Auftreten als in offenbarer Abhängigkeit von den äussern Lebensbedingungen stehen. Grade dies aber ist der Fall; *ihre Periodicität lässt sich als auf Anpassung beruhend nachweisen.*

Bei vielen Tausenden höherer Thierarten tritt Amphimixis jedesmal zwischen je zwei Generationen ein; kein Ei kann sich ohne Befruchtung entwickeln. So ist es bei sämmtlichen Wirbelthieren. Dann sehen wir plötzlich einzelne Ausnahmen von diesem vermeintlichen Gesetz in dem Kreis der Gliederthiere auftauchen. Die Eier, von denen man glaubte, sie *müssen* befruchtet werden, um sich entwickeln zu können,

haben bei einer Art zur Hälfte die Fähigkeit erlangt, auch ohne Befruchtung sich zu entwickeln, und zwar zu männlichen Thieren (Biene), während dieselben Eier, wenn sie befruchtet werden, zu weiblichen Thieren werden. Wie aber hier die Männchen, so entstehen bei den Blattläusen Weibchen aus unbefruchteten Eiern, und zwar werden hier nicht blos eine, sondern zwei, drei oder selbst viele Generationen hintereinander ohne Amphimixis hervorgebracht, dann aber folgt wieder eine Geschlechtsgeneration und Amphimixis findet statt. Wie wenig es sich bei diesem Vorgang um einen Vermehrungsprozess handelt, wie derselbe vielmehr nur äusserlich in den meisten Fällen mit diesem verbunden ist, das zeigt sich bei den Rindenläusen, z. B. bei Phylloxera, denn, wie schon gesagt, besteht ihre Geschlechtsgeneration aus winzigen Thieren ohne Mund und ohne Fähigkeit der Nahrungs-Aufnahme. Die Weibchen legen nur ein einziges Ei, so dass also hier wie bei der ursprünglichen Form der Conjugation die Zahl der Individuen durch die Fortpflanzung nicht vermehrt, sondern auf die Hälfte herabgesetzt wird. Die Natur könnte uns nicht deutlicher sagen, welchen hohen Werth sie auf die Amphimixis legt, aber auch nicht eindringlicher predigen, dass Vermehrung und Amphimixis zwei getrennte Dinge sind, und dass die Belebung neuer Keime nicht von Letzterer in Abhängigkeit zu stehen braucht.

Wäre Amphimixis ein Verjüngungsprozess, dann könnte seine Wiederholung im Lebenslauf der Arten nicht so kolossalen Schwankungen ausgesetzt sein, bald in jeder Generation sich wiederholen, bald eine, bald zwei, drei, zehn Generationen überspringen, bald in vierzig Generationen ausbleiben, wie ich es für Cypris reptans nachgewiesen habe. Man hat

freilich gesagt, es käme hier nicht auf die Generationszahlen der Individuen, sondern auf die der Zellen an, und hat sich die Sache so vorgestellt, als ob etwa nach jeder millionsten oder hunderttausendsten Zellgeneration wieder eine Amphimixis eintreten müsse, damit das Leben andauere. Man hat auch — wie oben schon erwähnt wurde — die „agamen“ Zellgenerationen der Infusorien, welche zwischen einer und der folgenden Conjugationsperiode sich folgen, der Gesammtheit der Zellen verglichen, welche die Person eines Metazoons zusammensetzen, und diese ontogenetischen Zellfolgen in ihrer Gesammtheit den Millionen von Individuen der Infusorien-Colonie gleichgestellt. Für eine bestimmte Zahl von Zellgenerationen soll dann in dem einen und dem andern Fall die verjüngende und lebenerneuernde Wirkung der Amphimixis ausreichen. Ich muss bekennen, dass ich dies für Naturphilosophie im schlechten Sinne, d. h. für Spielerei mit unklaren Begriffen halte. Widerlegt wird es schon durch die eine Thatsache, dass der Zellcyklus der Ontogenese bei den höchsten Wirbelthieren und ihrem niedersten Vertreter, dem Amphioxus an Länge gradezu unvergleichbar ist, und nicht minder durch die Erscheinungen der cyklischen Entwicklung, welche uns zeigen, dass in dem einen Fall die Befruchtung nur für eine Ontogenese, im andern für zwei, im andern für drei, sechs oder zehn Ontogenesen ausreicht, gar nicht zu reden von den Fällen, in welchen vierzig Ontogenesen aufeinander folgten, ohne dass Amphimixis wiederkehrte.

Betrachtet man die Amphimixis als eine Anpassung, wenn auch als eine solche von hoher Wichtigkeit, so klären sich die Erscheinungen in einfacher Weise. Wir nehmen nichts an, als dass Amphimixis vortheilhaft ist für die phyletische Entwicklung des Lebens, inclusive die Erhaltung der einmal

erreichten Anpassungshöhe jeder Lebensform (Art), denn diese hängt ebenso sehr von der unausgesetzten Thätigkeit der Naturzüchtung ab, als die Umprägung der Arten. Je öfter Amphimixis also im Leben einer Art wiederholt werden kann, nm so besser wird diese erhalten werden, nm so leichter auch wird sie sich nenen Lebensbedingungen anpassen, d. h. sich umformen.

Bei den Einzelligen mnss Amphimixis znerst in der Gestalt aufgetreten sein, in der wir sie heute noch bei den meisten Einzelligen (Flagellaten, Sporozoen, Rhizopoden) kennen: nämlich als völlige Verschmelzung zweier Bionten zu einem.[1]

Da dieser Vorgang der Fortpflanzung, d. h. der Vermehruug direct entgegenarbeitet, so konnte er nur in grösseren Perioden sich wiederholen,

[1]) Maupas schiebt mir (a. a. O. p. 492) die Meinung zu, dass Conjngation bei niederen und höheren Protozoen verschiedne Bedentung hätte, und findet diese „manière de voir" „snperficielle" etc. Ich habe nie eine solche Ansicht gehabt, und die einzige Stelle, die in solcher Weise missverstanden worden sein kann („Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung" p. 52), handelt von der phyletischen Entstehung der Conjugation. Wer die Stelle nachlesen will, wird dort eine mit aller Reserve ausgesprochene Vermuthung über die nrsprüngliche Bedeutung der Verschmelzung zweier Einzelligen finden. Einen Anfang muss die Conjugation doch gehabt haben, nnd da sie in ihrer hentigen Gestalt in meinen Augen eine Variabilitätsquelle bedeutet, so muss sie ursprünglich eine andere Bedeutung gehabt haben, denn um ihren Nachkommen Variabilität zu sichern, werden sich schwerlich je zwei Moneren vereinigt haben. Es muss also hier ein Functionswechsel stattgefunden, oder wie Dohrn es seinerzeit sehr klar schon ausgedrückt hat: es muss eine Nebenwirkung der ursprünglichen Hauptwirkung später zur Hauptsache geworden sein. Maupas nimmt die Conjugation als etwas Gegebenes und macht keinen Versuch, sie als etwas Gewordenes zu begreifen. Ich mache ihm daraus keinen Vorwnrf, aber sollte es wirklich so „oberflächlich" sein, anch über die Entstehung einer Einrichtung nachzndenken?

sollte nicht die Vermehrung einer solchen Colonie wesentlich beeinträchtigt werden. So sehen wir denn heute noch die Conjugation bei den Einzelligen periodisch auftreten, und zwar — wie uns Maupas von den Infusorien gelehrt hat — erst nach einer grossen Zahl von Generationen (120—300) sich wiederholen.

Bei den Metazoen war Amphimixis, wie wir sahen, nur dadurch möglich, dass dieselben sich — mochten sie auch noch so zusammengesetzt sein aus Millionen in verschiedenster Weise differenzirten und zu Geweben, Organen und Systemen combinirten Zellen — dennoch wieder mit allen ihren Anlagen in den winzigen Raum der Kernsubstanz einer einzigen Zelle zurückzogen oder concentrirten. Die Folge war eine höchst verwickelte Ontogenese, und es liegt auf der Hand, dass vielerlei Lebensverhältnisse eintreten konnten, welche es wünschenswerth erscheinen liessen, dass die Vermehrung der Art nicht blos und ausschliesslich auf diesem langen, umständlichen und deshalb gefahrvollen Weg erfolgte, dass also nicht die Entstehung eines jeden neuen Individuums mit Amphimixis verbunden wurde. So begreifen wir die grosse Ausdehnung und Anwendung der „ungeschlechtlichen“ Fortpflanzung bei den niederen Metazoen, wie bei den Pflanzen.

Es kommt aber hier noch ein Moment hinzu, nämlich die bei beiden genannten Gruppen eintretende Bildung einer höheren Individualitätsstufe: des Stockes. Diese war nur durch Theilung oder Knospung der Personen zu erreichen, d. h. durch eine Art der Vermehrung, welche einen innern Zusammenhang der aus einander hervorgehenden Personen möglich macht. Diese Art der Vermehrung liess sich aber nicht mit Amphimixis verknüpfen, weil bei ihr die mecha-

nischen Vorbedingungen dazu fehlen. So gab es sich also hier schon durch die Stockbildung, dass Amphimixis nicht in jeder Generation von Personen, sondern nur periodisch in bestimmten Generationen derselben auftrat und daraus folgte dann die Einführung des Generationswechsels, d. h. des Wechsels einer Vermehrung mit und einer solchen ohne Amphimixis. Vieles spielt hier noch mit hinein, was an dieser Stelle weiter auszuführen überflüssig wäre, so vor Allem die allmälig immer höher entwickelte Individualisirung des Stockes durch Differenzirung seiner Personen nach dem Princip der Arbeitstheilung, wie solches schon durch Rudolph Leuckart vor so langen Jahren in überzeugender Weise entwickelt wurde.

Wir verstehen also, warum hier eine kürzere oder längere Reihe von Generationen vorübergeht, ehe wieder einmal die Vermehrung mit Amphimixis verbunden ist. Es ist die nothwendige Folge der Bildung hochdifferenzirter Thierstöcke.

Natürlich soll damit nicht entfernt geläugnet werden, dass ein Wechsel der Fortpflanzungsweise nicht auch ohne Stockbildung eintreten könnte. In derselben Gruppe der Polypen und Quallen, in welcher der eben berührte Generationswechsel eine so verbreitete Erscheinung ist, finden wir auch Arten, die keine Stöcke bilden und die dennoch eine Reihe von Generationen auf dem Wege der Theilung oder Knospung hervorbringen, ehe wieder eine Periode geschlechtlicher Fortpflanzung eintritt. Hier ist offenbar der blosse Wegfall der umständlichen und gefahrvolleren Embryogenese und die damit verbundene raschere Vermehrung das ausschlaggebende Moment gewesen, welches die Amphimixis auf bestimmte Generationen beschränkt hat. So verhält es sich bei unserm Süsswasserpolypen, der Hydra. Die Länge

der „agamen“ Perioden ist durch die äusseren Lebensbedingungen so regnlirt, dass die durch die Amphimixis bedingte Concentrirung sämmtlicher Anlagen der Art in einer Zelle zugleich dazu benutzt wurde, um Danereier zu bilden, d. h. um die Art über die ungünstige Jahreszeit hinüber zu bringen.

Wie wenig aber die Existenz und die Dauer nngeschlechtlicher Vermehrnngs-Perioden mit der Zahl der das einzelne Bion zusammensetzenden Zellen zu thun hat, ergibt sich wieder aus dem gänzlich verschiednen Verhalten nächstverwandter Thierformen. In derselben Gruppe der Polypen-Medusen finden wir Arten mit langer Periode nngeschlechtlicher Fortpflanzung neben andern, bei welchen dieselbe gänzlich ausgefallen ist, und somit jede Generation unter dem directen Einfluss der Amphimixis steht, d. h. aus befruchtetem Ei hervorgeht. Es gibt bekanntlich Medusen, welche von einem Polypenstock hervorknospen nnd welche als die Geschlechtsgeneration dieses Stockes damit zugleich das Ende einer Reihe von ungeschlechtlichen Generationen bezeichnen, und es gibt andere Medusen, welche stets nnr aus einem befruchteten Ei entstehen und selbst nur befruchtungsbedürftige, d. h. anf Amphimixis eingerichtete Eier hervorbringen.

In anderer Weise hängt die Organisationshöhe mit der Einschaltung nngeschlechtlicher Generationen zwischen die geschlechtlichen nnd also mit der Periodicität der Amphimixis zusammen. Insofern nämlich, als die ungeschlechtlichen Fortpflanznngsarten der Theilung und Knospung bei den höchsten und complicirtesten Metazoen nicht mehr ausführbar sind. Nur bei den niedersten Thierkreisen der Metazoen, bei Coelenteraten, Würmern und Echinodermen kommen sie noch vor, schon bei den Gliederthieren fehlen sie und ebenso bei Mollusken und Wirbelthieren.

Hier — so könnte man denken — wird nun also jeder Act der Vermehrung auch mit Amphimixis verbunden sein, denn wenn Vermehrung durch Theilung und Knospung der Complicirtheit des Baues dieser Thiere halber nicht ausführbar war und daher die Rückkehr zu einzelligen Keimen doch in jeder Generation erfolgen und eine umständliche Ontogenese durchgeführt werden musste, so wird sich die Natur den Vortheil nicht haben entgehen lassen, mit der Einzelligkeit der Keime jedesmal auch Amphimixis zu verbinden. Wir müssten also erwarten, in diesen Thiergruppen nur noch geschlechtliche Fortpflanzung vorzufinden. In dieser Erwartung finden wir uns aber insofern doch getäuscht, als sie nur in der grossen Mehrzahl der Fälle eintrifft. In einer Minderzahl aber ist die Amphimixis nicht allgemein durchgeführt, trotzdem die Einzelligkeit der Keime sie so leicht gestattete, sie auch bei dieser Minderzahl bereits mit der Fortpflanzung verknüpft gewesen war und nur in verschiedenem Grade wieder aufgegeben wurde. Nichts zeigt besser als diese Fälle der parthenogenetischen Eientwicklung, wie auch hier das Nützlichkeits-Princip das ausschlaggebende ist. Die Umwandlung der ursprünglich grade für die Ermöglichung der Amphimixis geschaffenen weiblichen Geschlechtszellen zu Keimen, welche der Befruchtung nicht mehr bedürfen, ist der Kunstgriff, dessen sich die Natur dort bedient hat, um Amphimixis zu vermeiden, wo eine Fortpflanzung durch Theilung oder Knospung wegen allzu hoher Differenzirung des Körperbaues nicht mehr möglich ist.

Hierin liegt — wie beiläufig erwähnt sei — die Lösung eines Räthsels, das mir lange Zeit unlösbar schien, nämlich der auffallenden Beschränkung der Parthenogenese auf wenige bestimmte Gruppen des Thier-

reichs. Sie findet sich bekanntlich nur bei Crustaceen, Insecten und bei den Räderthieren; weder bei Würmern, noch bei Coelenteraten und Echinodermen,[1]) und ebenso wenig wieder bei den höchsten Thierkreisen, den Mollusken und Wirbelthieren, ist sie nachgewiesen. Die Lösung liegt darin, dass die niedern Thierkreise der Parthenogenese entbehren, weil sie sie nicht nöthig hatten. Wo hier eine Vermehrung ohne Amphimixis vortheilhaft war, konnte sie leichter und besser durch Theilung oder Knospung erreicht werden. Das Fehlen der Parthenogenese bei den höheren Thierkreisen möchte aber wohl darin seinen Grund haben, dass hier keine Momente eintraten, welche es vortheilhaft erscheinen liessen, die Amphimixis von dem Vermehrungs-Vorgang abzulösen. Dies wird besonders deutlich, wenn wir untersuchen, aus welchen Gründen dies bei den Gliederthieren vielfach vortheilhaft gewesen sein muss.

Periodische Ungunst der Lebensbedingungen hat vielfach den Anlass zur Einführung der Parthenogenese bei Arthropoden und Räderthieren gegeben. Ich brauche nur auf meine oben schon angezogenen Daphniden-Arbeiten zu verweisen, in welchen diese Frage bereits eingehend erörtert wurde. Ueberall wo eine Art auf kleinen Wohngebieten zerstreut lebt, und wo diese rasch wechselnden äussern Einflüssen ausgesetzt sind, die kürzere Zeit hindurch zwar sehr günstig für Leben und Vermehrung, dann aber plötzlich ganz ungünstig, ja zerstörend werden, muss es von grossem Vortheil sein, wenn eine möglichst rasche Vermehrung der Individuen während der günstigen Perioden

[1]) Es ist mir nicht unbekannt, dass sie für einzelne Coelenteraten behauptet worden ist. Ob es sich aber hier wirklich um Parthenogenese handelt, scheint mir noch zweifelhaft. Uebrigens würden einzelne Ausnahmen hier die Bedeutung der Regel nicht beeinträchtigen.

stattfinden kann. Darin liegt, so zeigte ich damals, der Vortheil der Parthenogenese in diesen Fällen; denn einmal muss die Vermehrnng schon allein dadnrch eine um das Vielfache intensivere werden, wenn alle Individuen Weibchen sind, oder, allgemeiner ausgedrückt, wenn alle Keimzellen, welche überhaupt hervorgebracht werden, ein neues Thier liefern. Eine weitere Beschleunignng der Vermehrnng tritt aber noch dadnrch ein, dass jede Verzögernng der Entwicklnng, wie sie durch die Copulation und Befruchtung gesetzt wird, wegfällt.

Von diesen Gesichtspunkten aus erklärt sich nicht nur die Einführung parthenogenetischer Entwicklung im Allgemeinen, sondern auch ihre specielle Gestalt im einzelnen Falle. Bei Daphniden, welche wie die Moina-Arten kleine, rasch sich füllende, aber anch rasch wieder austrocknende Pfützen bewohnen, ist die Zahl der vom Beginn der Coloniegründnng an sich folgenden r e i n parthenogenetischen Generationen eine sehr kleine. Bei Moina paradoxa und rectirostris treten schon in der zweiten Generation Männchen anf, und einzelne der Weibchen bilden befruchtungsbedürftige Dauereier. Geschähe dies nicht, träte nicht geschlechtliche Fortpflanzung, d. h. Vermehrung mit Amphimixis schon sehr bald nach Gründung der Colonie ein, so würde es häufig vorkommen müssen, dass plötzliche Trockniss die Colonie vernichtete, ohne dass „Dauereier" gebildet worden wären, die das Leben derselben in latentem Znstand über die Periode der Austrocknnng hin erhalten; die Kolonie würde völlig aussterben. Nun hätten ja — so könnte man einwerfen — recht gut auch parthenogenetische Eier mit Dauerschale versehen werden können, wie dies thatsächlich bei andern Phyllopoden, z. B. Apus, geschehen ist.

Aber offenbar handelte es sich hier grade darum, der Art den Vortheil der periodisch sich wiederholenden Amphimixis zn sichern, nnd so wurde diese mit der Bildung der Danereier verbunden, nnd die Fortpflanznng so regulirt, dass die Zahl der parthenogenetischen Generationen von der durchschnittlichen Daner der günstigen Lebensperiode bestimmt wnrde. So folgen sich bei den Sumpfbewohnern unter den Daphniden mehrere rein parthenogenetische Generationen, ehe wieder eine zweigeschlechtliche folgt, bei den Seebewohnern aber, deren Existenzbedingungen in nnsern Breiten nur durch die Winterkälte unterbrochen werden, ist der Cyklns noch länger. Bei einzelnen Arten kann die Amphimixis sogar ganz anfgegeben werden, und zwar scheint dies am ehesten dann zu geschehen, wenn nicht zweierlei Eier gebildet werden, von welchen die einen zugleich die Dauereier und befruchtungsbedürftig sind, sondern wenn nnr eine Art von Eiern gebildet wird, die dann natürlich auch mit schützender Dauerschale versehen sein müssen. So sind bekanntlich bei Apus cancriformis, dem gemeinen Kiefenfuss, die meisten seiner Colonien rein parthenogenetisch, nnd dasselbe findet sich bei einer grösseren Anzahl von Muschelkrebschen des Süsswassers.

Als ich vor einem Jahrzehnt zum ersten Male auf die Parthenogenese dieser kleinen Krebse aufmerksam machte,[1]) konnte ich schon drei Stufen dieser Fortpflanzung bei ihnen unterscheiden, die erste durch solche Arten gebildet, welche wie z. B. Cyprois monacha in jeder Generation sich geschlechtlich fortpflanzen, dann eine zweite, bei welcher mehrere parthenogenetische Generationen mit einer ge-

[1]) Siehe: Zoolog. Anzeiger 1880, p. 72 „Parthenogenese bei Ostracoden“.

schlechtlichen abwechseln, und schliesslich eine dritte, welche aus solchen Arten bestehen, bei welchen Männchen bisher noch nie gefunden werden konnten und von welchen heute bei einer Art, Cypris reptans, vierzig Generationen lang die reine Parthenogenese durch Beobachtung festgestellt wurde.

Warum nun in diesem und einigen andern Fällen der Vortheil der Amphimixis gänzlich aufgegeben wurde, muss dahingestellt bleiben. Nicht jedes Räthsel der Biologie ist heute schon lösbar oder mit Vortheil discutirbar. Doch möchte es sich hier wohl nicht mehr allein um Anpassung handeln, sondern um ein gewissermassen elementares Ueberwuchertwerden der mit Amphimixis verbundenen Vermehrung durch die Parthenogenese. Nicht Alles, was wünschenswerth ist, ist auch möglich, und nachdem einmal die Parthenogneese den Vererbungs-Anlagen einer Art einverleibt ist, mögen Verhältnisse eintreten können, unter welchen die Parthenogenese durch die Macht der Vererbung auch auf die Zweigeschlechtliche Generation übertragen wird, ohne dass Selection etwas dagegen ausrichten könnte. Mag übrigens diese Andeutung auf richtige Pfade führen, oder nicht, jedenfalls ist es für die hier im Vordergrunde stehende Frage klar, dass das Aufgeben eines Vortheils immerhin im Allgemeinen begreiflich ist, während das Aufgeben eines „Verjüngungsprozesses" des Lebens mit der Fortdauer dieses Lebens in Widerspruch steht.

Es würde von grossem Interesse sein, die verschiednen Fälle von Parthenogenese von den hier aufgestellten Gesichtspunkten aus genauer ins Auge zu fassen, indessen kennen wir die Lebensverhältnisse der in Betracht kommenden Thiere vielfach nicht hinreichend genau, um die Vortheile abwägen zu können, die der Wegfall der Amphimixis oder besser die

Einführung der Parthenogenese in einer grösseren oder geringeren Anzahl von Generationen ihnen gewähren musste. Einige Andeutungen in dieser Richtung seien aber noch gestattet.

Bei der artenreichen Gruppe der Blatt- und Rindenläuse spielt Parthenogenese eine grosse Rolle. Theils werden die Eier abgelegt, theils auch machen sie die Embryonalentwicklung im Innern des Mutterthieres durch. In beiden Fällen beruht der Vortheil der Parthenogenese wie bei den Daphniden auf der ungemein gesteigerten Vermehrung, die natürlich bei den viviparen Aphiden am raschesten ist, da hier die Jungen, ehe sie noch geboren sind, schon selbst wieder Embryonen in sich erzeugen. Es handelt sich aber hier wohl weniger um eine möglichst rasche Ausnutzung einer der Zeit nach beschränkten und wechselvollen Entwicklungsperiode der Colonie, als vielmehr um die möglichst intensive Ausbeutung einer in den Pflanzensäften überaus reichlich gegebenen Nahrungsquelle. Die massenhafte Hervorbringung von Individuen sichert die Colonie und damit auch die Art vor der Vernichtung durch ihre zahlreichen Feinde, die dann wieder grade durch das massenhafte Auftreten ihrer Opfer selbst wieder an Zahl wachsen und so die Schnelligkeit der Vermehrung dieser Pflanzen-Parasiten auf das höchstmögliche Maass steigern mussten. Hier sehen wir dann auch viele rein parthenogenetische Generationen einander folgen, und die Amphimixis wird nur durch eine einzige Generation von Männchen und Weibchen gesichert, die gegen den Schluss der Periode reichlichsten Nahrungs-Vorraths auftritt.

Umgekehrt finden wir bei vielen Gallwespen je eine parthenogetische mit je einer zweigeschlechtlichen Generation abwechseln, und zwar gewöhnlich so, dass die Ge-

schlechtsgeneration im Sommer, die parthenogenetische im ersten Frühjahr oder selbst im Winter auftritt. Dass diese beiden Generationen auch in ihrem Bau verschieden sind, oft sogar sehr verschieden, hängt damit zusammen, dass sie ganz verschiednen Lebensbedingungen ausgesetzt sind, dass sie vor Allem ihre Eier in andere und anders beschaffene Pflanzentheile legen und deshalb einen ganz verschiedenen Lege-Apparat besitzen müssen u. s. w. Doch das braucht uns hier nicht zu beschäftigen. Der Vortheil des Ausfalls der Amphimixis in der Wintergeneration scheint mir hier in der aussergewöhnlichen Ungunst der äussern Lebensbedingungen zu liegen, welchen diese Generation ausgesetzt ist. Manche von diesen kleinen Wespen, z. B. Biorhiza aptera, schlüpft mitten im Winter an warmen Tagen des Decembers oder Januars aus, um sofort an den Eichenbüschen hinauf zu kriechen und ihre Eier in die Tiefe der Winterknospen abzulegen, deren schützende harte Deckblätter sie mit ihrem Legestachel mühsam durchbohrt. Ohne Nahrung zu sich zu nehmen, und oft unterbrochen von eintretender Kälte oder der langen Nacht, setzt sie dies Geschäft fort, bis sie ihre Eier alle geborgen hat, oder bis der Tod durch Schnee oder Kälte sie darin unterbricht. Es leuchtet ein, dass dies Verhältnisse sind, unter denen viele Thiere zu Grunde gehen müssen, ehe sie die Eiablage vollzogen haben, und so musste es gewiss ein grosser Vortheil für die Erhaltung der Art sein, wenn nicht nur das sich Aufsuchen der Geschlechter und die Begattung wegfallen konnte, sondern wenn auch jedes Thier, das überhaupt sich durchkämpfte, auch gleich entwicklungsfähige Keime ablegen konnte — wenn jedes Weibchen war.

Es liesse sich über die Anlässe zur Beseitigung der

Amphimixis aus einzelnen oder mehreren Generationen noch Vieles sagen, das Wenige aber wird genügen, um zu zeigen, dass die Einführung der Parthenogenesis auf Anpassung an die Lebensverhältnisse beruht, dass die Fortpflanzung ohne Amphimixis überall da aus der geschlechtlichen Fortpflanzung hervorgeht, wo ein bedeutender Vortheil für die Erhaltung der Art darin gelegen ist. Wir dürfen wohl annehmen, dass es sich dabei um ein Abwägen der Vortheile handelt, welche die Einführung der Parthenogenese bringen muss, gegenüber den Nachtheilen, welche das Aufgeben der Amphimixis mit sich führt. Wir haben nun zwar für die Letzteren noch viel weniger ein sicheres oder selbst nur annäherndes Maass, als für die Ersteren, aber wenn überhaupt meine Ansicht von der Bedeutung der Amphimixis als des Urquells der individuellen Variation richtig ist, dann wird ihr Anssetzen in einzelnen Generationen oder selbst in einer Reihe von Generationen leicht dadurch ausgeglichen werden, dass sie doch immer wieder eintritt und immer wieder von Neuem die Complexe individueller Anlagen zu nenen Combinationen durcheinander mischt. Der Schaden wird um so geringer sein, je grösser die Fruchtbarkeit der Art ist, und damit mag es zusammenhängen, dass wir Parthenogenese meist nur bei Arten mit grosser Fruchtbarkeit antreffen. Individuen, welche von der Höhe der Art-Organisation einen Schritt herabgesunken sind, werden nm so eher durch den Kampf ums Dasein ausgemerzt werden dürfen, ohne dass dadurch der Bestand der Art selbst bedroht erscheint. Vielleicht liegt darin der Grund, warum bei einigen wenigen Arten von Krebsen (Cypris-Arten) und Insekten (Rhodites Rosae) die Amphimixis gänzlich ausfallen konnte,

ohne dass sich doch bisher irgend ein Zeichen der Art-Degeneration bei ihnen erkennen lässt.

So viel darf behauptet werden, dass der Ausfall der Amphimixis, wo er auch immer stattfindet, seinen ersten Grund in Anpassung hat, dass der Wechsel zwischen ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Vermehrung, wie wir ihn bei Polypen-Medusen, Bandwürmern u. s. w. finden, in ähnlichen Anforderungen der Lebensbedingungen seinen Grund hat, wie der Wechsel zwischen ein- und zweigeschlechtlichen Generationen, wie wir ihn von Insekten, Crustaceen u. s. w. kennen. In beiden Fällen wird die Amphimixis auf bestimmte Generationen beschränkt, weil sie nicht durchaus nothwendig in jeder Generation auftreten muss und weil ihre Beschränkung von grossem Vortheil ist. Das Mittel, durch welches diese Beschränkung herbeigeführt wird, ist in beiden Fällen ein anderes, nicht etwa weil parthenogenetische Entwicklung sich für die niedern Metazoen nicht hätte einrichten lassen, sondern weil die Natur ihrer hier nicht bedurfte, da sie über das viel wirksamere und gestaltungsreichere Mittel der Theilung und Knospung verfügt. Erst wo dieses ihr nicht mehr zu Gebote stand, musste sie die Geschlechtszellen wieder so umwandeln, dass ihre Entwicklungsfähigkeit nicht mehr an Amphimixis gebunden war.

Es gibt wohl keine Pflanzen, denen das Vermögen der Vermehrung durch Knospung gänzlich abhanden gekommen wäre. Nicht nur die Bildung von Stöcken (Cormen), sondern auch die ausgiebigste Vervielfältigung der Personen und Stöcke auf diesem Wege stand der Natur hier überall zu Gebote, und sie hat davon im reichsten Maasse Gebrauch gemacht. Damit wird es wohl zusammenhängen, dass echte Parthenogenese im Allgemeinen selten ist bei den Pflanzen

und sich nur in wenigen Gruppen vorfindet. Ich muss es besseren Kennern des Pflanzenreichs, als ich es leider bin, überlassen, die Gründe aufzusuchen, weshalb doch auch hier gelegentlich einzellige Keime, die ursprünglich auf Amphimixis eingerichtet waren, später in parthenogenetische Keime umgewandelt wurden. Der bei den niederen Pflanzenklassen ausgedehnt vorkommende Generationswechsel erscheint hier in einer etwas andern Gestalt als in den niedern Thierkreisen, insofern hier nicht nur die mit Amphimixis verknüpfte, sondern auch die agame Vermehrung von einzelligen Keimen ausgeht. Farne, Moose, Lykopodien bringen grosse Massen solcher „Sporen" hervor, deren Einzelligkeit sicherlich nicht daher rührt, dass sie bei weit entlegenen Vorfahren auf Amphimixis eingerichtet gewesen wären. Vielmehr ist die Einzelligkeit dieser Keime wohl durch die andern Vortheile bedingt gewesen, welche, wie oben schon angedeutet wurde, in der Kleinheit derselben liegen: durch die Leichtigkeit ihres Transportes mittelst Wind und Wasser und durch die Möglichkeit ihrer massenhaften Hervorbringung.

Fassen wir zusammen, so hat sich gezeigt, dass Amphimixis überall da in die Lebenserscheinungen der Arten eingefügt ist, wo es ohne Schädigung anderer vitaler Interessen thunlich war, dass sie unabhängig von der Fortpflanzung auftritt, wo eine Verbindung mit derselben zwar wohl möglich, aber nutzlos gewesen wäre — bei den Einzelligen —, dass sie sich mit der Fortpflanzung verbindet, wo sie eben nur dadurch erst möglich wird — bei den Vielzelligen. Es hat sich ferner gezeigt, dass sie um so häufiger in den Lebenslauf einer Art eingeschaltet ist, je mehr die Lebensverhältnisse derselben dies ohne sonstige Nachtheile gestatten.

Wo es weder auf Stockbildung noch auf rapideste Vermehrung der Individuen in kürzester Zeit ankommt, da sehen wir Amphimixis mit der Entstehung jedes neuen Individuums verknüpft, wo aber die Existenz der Art gefährdet sein würde, falls nicht in raschester Folge und ohne allen Aufenthalt neue Generationen aus der alten entständen, da sehen wir Amphimixis nicht als den unzertrennlichen Begleiter jeder Zeugung, sondern da tritt sie nur bei der Hervorbringung gewisser Generationen ein. Deutet dies Alles schon unverkennbar darauf hin, dass Amphimixis keine unerlässliche Bedingung des Lebens, keine Lebens-Erneuerung oder „Verjüngung" sein kann, sondern ein Vorgang, der zwar von tiefgreifender Bedeutung, aber kein die Fortdauer des Lebensprozesses bedingender ist, so wird dies in noch helleres Licht gesetzt, wenn man erkennt, wie genau beim Wechsel agamer und amphimixotischer Fortpflanzung die Zahl der agamen Generationen entsprechend den Lebensbedingungen der Art geregelt ist. Die seltnere oder häufigere Wiederholung der Amphimixis im Lebensgang einer Art entspringt nicht der physischen Natur der Art, sondern ihren Lebensbedingungen; ihre Regulirung beruht auf Anpassung; sie kann auch ganz ausgeschaltet werden, und das Leben der Art dauert dennoch fort. Ich wüsste nicht, was uns veranlassen sollte, nachdem wir alles dieses erkannt haben, noch länger zu vermuthen, es müsse in der Amphimixis noch mehr enthalten sein, als ein für die Erhaltung und Umbildung der Arten wesentlicher Vortheil.

G. Pätz'sche Buchdruckerei (Lippert & Co.), Naumburg a S.





